CHROMOSOMENVERHÄLTNISSE BEI DER SPERMATOGENESE SOLITÄRER APIDEN

(OSMIA CORNUTA LATR.)

BEITRÄGE ZUR GESCHLECHTSBESTIMMUNGSFRAGE
UND ZUM REDUKTIONSPROBLEM

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER WÜRDE EINES
DOKTOR PHILOSOPHIAE NATURALIS
EINER HOHEN MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT DER
ALBERT-LUDWIGS-UNIVERSITÄT
ZU FREIBURG I. BR.

VORGELEGT VON

LUDWIG ARMBRUSTER

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

MIT 10 FIGUREN IM TEXT UND 3 TAFELN

LEIPZIG UND BERLIN
WILHELM ENGELMANN
1913

Der Dekan:
Geh. Hofrat Prof. Dr. STICKELBERGER.

Der Referent:
Prof. Dr. DOFLEIN.

Termin der mündlichen Prüfung: 14. Februar 1913.

Sonderabdruck aus: »Archiv für Zellforschung«, Bd. XI, 2. Heft.

Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden (Osmia cornuta Latr.).

Beiträge zur Geschlechtsbestimmungsfrage und zum Reduktionsproblem.

Von

Ludwig Armbruster.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Mit 10 Textfiguren und Tafel XI—XIII.

Inhalt.

Seite

I. Einleitung.
Stand der Frage 243
Das Untersuchungsobjekt und seine Behandlung 244
II. Die Fortpflanzungsbiologie der solitären Apiden.
1. Bisherige Beobachtungen und Schlüsse 249
2. Eigne Beobachtungen 256
3. Die Dzierzonsche Theorie 261
III. Die Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese.
1. Morphologie des Hodens und Daten zu seiner Entwicklung 267
2. Die Spermatogonienteilungen 271
3. Die Wachstumsperiode 273
4. Die Reifeteilungszone 275
5. Einige cytologische Einzelheiten 283
6. Die somatische Chromosomenzahl 285
IV. Ergebnisse.
1. Die Chromosomen bei den Spermatocytenteilungen verwandter Hymenopteren 287
a) *Apis mellifica* 287
b) *Vespa* 289
c) *Camponotus herculeanus* 289
d) *Xylocopa violacea* 290
2. Eireifung und Befruchtung bei *Osmia* 291
3. Das Reduktionsproblem 295
4. Die Chromatinhypothese der Geschlechtsbestimmung 300
V. Zusammenfassung 303
Nachschrift, Literaturverzeichnis, Erklärung der Figuren, Tabellen 305

I. Einleitung.

Stand der Frage.

Im Jahre 1903 veröffentlichte Friedrich Meves in zwei kurzen Mitteilungen die Entdeckung, daß die Bildung von »Richtungskörpern« auch bei männlichen Keimzellen vorkommt, nämlich bei der Honigbiene und Hummel. Die erste ungleiche Reifeteilung liefert nämlich nach ihm eine kleine Cytoplasmaknospe ohne Kern, und bei der zweiten entstehen ebenfalls ungleich große Teilstücke, diesmal jedoch mit gleich verteiltem Chromatinbestand.

In der endgültigen Veröffentlichung 1907 verbreitete er sich hauptsächlich über die Chromosomenfrage. Während ihm anfangs die Unterdrückung der ersten Reifeteilung »befremdlich« war, fand er sie jetzt begreiflich:

Die Bienenmännchen, Drohnen, entstehen aus unbefruchteten Eiern, die zwei Richtungskörper ausgestoßen haben, also besitzen ihre Zellen wie ebendiese Eier die reduzierte Chromosomenzahl 16. Bei der Reifung ihrer Keimzellen darf nicht eine nochmalige Reduktion eintreten: »Aus Gründen innerer Notwendigkeit« wird eine Teilung des Kernes bei der ersten Knospung unterdrückt. Bei der zweiten Knospung findet er denn auch eine Äquationsteilung. Die Chromosomenzahl 16 geht also nach ihm unvermindert bis in die Spermatozoen über.

Eine ganze Reihe von Parallel- und Nachuntersuchungen folgte. Manche Einzelheiten gaben zu kurzen Auseinandersetzungen Anlaß, aber im großen und ganzen fanden Meves' Angaben, daß die erste Reifungsteilung unterdrückt und in der zweiten der Chromosomenbestand nicht vermindert wird, ihre Bestätigung durch Doncaster 1906 und 1907 (*Apis mellifica*, und zwar nach anfänglichen Meinungsverschiedenheiten), Mark und Copeland 1906 (*Apis mellifica*), Mark und Copeland 1907 (*Vespa maculata*), Meves und Duesberg 1908 (*Vespa crabro*, auch *Vespa germanica*, *Camponotus herculeanus*), v. Lams 1908 (*Camponotus herculeanus*). Die Mevesschen Ergebnisse und Deutungen schienen sicher und fanden vielseitige Beachtung. Vor allem konnte man auch umgekehrt wie Meves schließen:

Die Reduktionsteilung bei der (ersten) Reifeteilung wird unterdrückt. Die Chromosomenzahl der Drohnen ist daher schon reduziert. Also hat sich das männliche Geschlecht bei den Bienen offenbar aus (normal gereiften) Eiern entwickelt, deren Chromosomenzahl nicht durch das hinzutretende Sperma zur Normalzahl ergänzt wurde: Die Dzierzon-

sche Theorie von der arrhenotoken Parthenogenese bei Bienen ist cytologisch auch indirekt bewiesen, oder doch höchst wahrscheinlich gemacht.

Welche Verbreitung hat diese außergewöhnliche Art der Samenreifung? Kann man dadurch, daß man sie untersucht, Aufschlüsse über die Geschlechtsbestimmung erhalten bei Tiergruppen, bei denen man sich streitet, auf welche Weise Männchen und Weibchen entstehen? Es lag nahe, bei noch weiteren Hymenopteren ähnliche Untersuchungen anzustellen. Zudem versprachen sie weitere Aufklärung für das Reduktionsproblem und manche cytologische Besonderheiten. Sie sollten ausgedehnt werden auf die solitären Apiden. Gerade bei ihnen lagen auch über die Frage der geschlechtsbestimmenden Ursachen gar manche recht bemerkenswerte, aber sich widersprechende und Widerspruch herausfordernde Beobachtungen vor, die einer Nachprüfung harrten.

Die Hauptresultate dieser Untersuchung waren gewonnen, als es sich herausstellte, daß schon 1909 Leopold Granata die Spermatocytenteilungen bei einer solitären Biene, der Holzbiene *Xylocopa violacea* L., untersucht hatte, und die hier beigegebenen entscheidenden Figuren waren schon fertiggestellt, als die schwer zugängliche Arbeit Granatas mir zu Gesicht kam. Sie ist lediglich cytologisch. Wie zu zeigen sein wird, bringt sie auch in dieser Hinsicht, namentlich soweit es sich um Chromosomenverhältnisse handelt, schon äußerer Umstände halber kein endgültiges Resultat. Soweit die Lücken durch Schlüsse ersetzt sind, dürften sie den Tatsachen schwerlich entsprechen. Aber abgesehen von allem wäre eine Fortsetzung der cytologischen Untersuchungen über die Chromosomenverhältnisse bei solitären Apiden, zumal auch bei andern Arten dieser vielgestaltigen Gruppe wohl nicht unnütz gewesen.

Zuvörderst sei eine Schuld der Dankbarkeit geziemend abgetragen gegenüber meinen verehrten Lehrern Herrn Geheimrat Weismann, Herrn Professor Doflein und Herrn Professor Schleip für das ungeteilte Interesse, mit dem sie das Werden vorliegender Arbeit begleiteten. Herrn Professor Schleip namentlich bin ich verpflichtet, denn er gab mir nicht nur die Anregung und die direkte Anleitung zur Untersuchung, er half mir auch gar manche Schwierigkeiten glücklich überwinden. Nicht unterlassen möchte ich, auch Herrn Privatdozent Dr. Alfred Kühn für manchen wertvollen Wink und die Mühe bei der Kontrolle der Befunde zu danken.

Die Untersuchungsobjekte und ihre Behandlung.

Die Beschaffung des Materials machte erhebliche Schwierigkeiten. Es sollte männliche Brut von solitären Bienen auf bestimmten Entwick-

lungsstufen in genügender Zahl zur Verfügung stehen. Angaben von Verhoeff (1892a) zufolge war der Winter die richtige Zeit, nach ihnen zu suchen.

Obwohl im Freiburger Zoologischen Institut verschiedentlich über solitäre Apiden gearbeitet worden, lagen Angaben über ihr Vorkommen in Freiburgs Umgebung nicht vor, da von auswärts bezogenes, in Alkohol gehärtetes Material benutzt worden war. Die Sammlungen der Museen, teils sehr wertvoll, versagten, weil keine oder nur weiter entlegene Fundorte angegeben waren. Nach Friese (1893 und 1895) kam als Fundort höchstens der nahe Kaiserstuhl in Betracht. Herr Dr. Friese-Schwerin, der verdienstvolle Apidologe, hatte die große Freundlichkeit, mich auf geeignete Arten aufmerksam zu machen[1]). Herr Professor Schleip konnte mir auch manche recht wertvolle Winke geben. Nester fanden sich zahlreich, aber fast alle waren verlassen, oder von Parasiten und den verschiedensten Wintergästen bezogen.

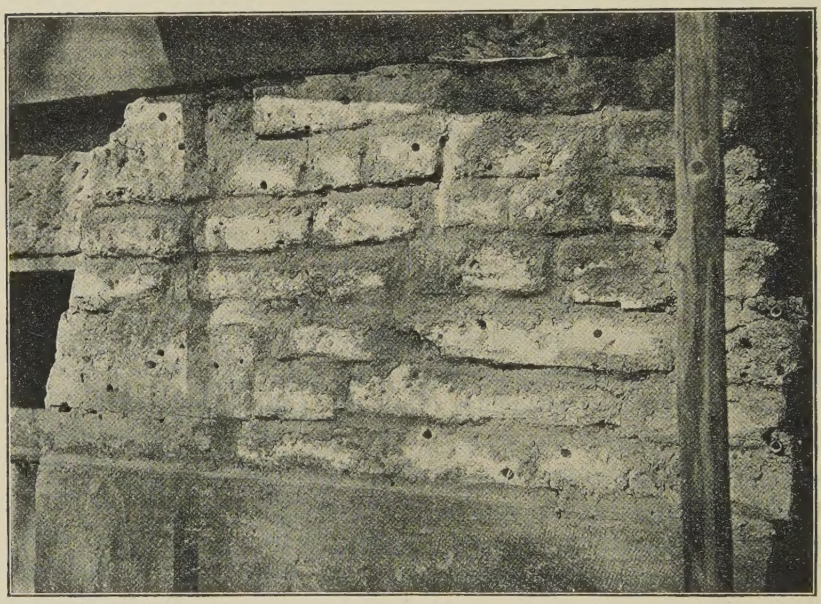
Die gesuchten *Anthophora*-Nistplätze fanden sich nicht; die vereinzelt ausgegrabenen Osmienarten gehörten zu den Frühjahrsosmien, die mit vollständig ausgebildeten Spermien überwintern. Daher blieb nichts andres übrig, als die nächste Generation abzuwarten, und inzwischen eigne Beobachtungen über geeignete Arten und ihre Nistplätze zu machen. Frieses biologische Abhandlung über die Untersuchungstiere (1891) wiesen mich auf die Umgebung Straßburgs. In einer Scheunenwand, aus ungebrannten Lehmsteinen errichtet, entdeckte ich am 19. 2. 1912, merkwürdigerweise gerade an der belebtesten Straße im Dorfe Achenheim, eine außerordentlich reiche Apidenkolonie, die, wie die nähere Untersuchung ergab, ursprünglich von *Anthophora fulvitaris* Brullé angelegt, später aber von *Osmia cornuta* Latr. bezogen war. Da die Tierchen noch nicht ausgeschlüpft waren, wurde ein Teil der Mauer abgebrochen, nach Freiburg transportiert und im Garten des Zoologischen Instituts aufgestellt. Die Erwartungen erfüllten sich: die Tierchen nisteten wieder

[1]) Gerne sei ihm auch hier nochmals mein verbindlichster Dank ausgesprochen. Dank schulde ich ferner: in erster Linie dem gefeierten Insektenforscher Jean Henri Fabre in Sérignan und seinem Herrn Sohn Paul Henri Fabre für das, was sie mir anläßlich des so lehr- und genußreichen Aufenthaltes in ihrem »Laboratorium auf freiem Felde« boten; sodann Herrn Inspektor Dr. E. Graeffe-Triest und Fräulein A. Dimpker, damals in Triest, für persönliche Bemühungen und Sammelarbeit; Herrn Dr. Bergner und Herrn Entomologen Speyer-Straßburg für ihr Entgegenkommen im dortigen Zoologischen Museum und faunistische Angaben für das Straßburger Gebiet; endlich den Herren DDr. Adam und Foerster für Winke über ein bemerkenswertes *Andrena*-Vorkommen am Kaiserstuhl, sowie meinem Freunde Herrn L. Bopp, für Angaben und Besorgung von Material aus der Würzburger Gegend.

am Ort, wo sie ausgeschlüpft waren. Inzwischen ließ sich dieselbe *Osmia cornuta* Latr. auch am Kaiserstuhl, besonders dem westlichen, in verhältnismäßig großer Individuenzahl fliegend, und in den dort charakteristischen Lößwänden bauend, beobachten und zwar zu einer Zeit, wo die übrigen Lößbewohner, namentlich auch die Schmarotzerbienen, noch nicht zur Stelle waren.

Es gelang auch, den Inhalt versorgter Nester, Eier mit dem ganzen

Textfig. A.



Teil einer Lehmmauer mit Osmien-Nestern (S. 245).

Futterball, auf dem sie klebten, zu transportieren und die ganze Entwicklung im Laboratorium zu verfolgen.

Unter diesen Verhältnissen war es möglich, auch die Biologie der Mauerbiene zu beobachten, eines Untersuchungsobjektes, das sich einer offensichtlichen Sympathie aller erfreute, die Gelegenheit hatten, die Naturgeschichte dieser »geschicktesten«, »kunstfertigsten«, jedenfalls aber anpassungsfähigsten Biene näher zu verfolgen. Hierüber, wie auch über einige biologische Experimente zu berichten, wird anderswo Gelegenheit sein.

An der gesuchten Brut war bald kein Mangel mehr. Von Zeit zu Zeit wurde Material fixiert und zwar i. a. solches, das sich stets unter normalen Verhältnissen befunden hat, und auf den Entwicklungszustand

der Keimdrüsen untersucht. Nebenbei wurden genau nach den Vorschriften von MEVES[1]) die Hoden von *Apis mellifica* fixiert.

Die entsprechenden Stadien von *Osmia cornuta* sind ebenfalls daran zu erkennen, daß ihre Augen sich zu bräunen beginnen. Die Entwicklung von *Osmia cornuta* und der meisten solitären Apiden überhaupt geht aber bedeutend langsamer vor sich:

Da am elsäßischen Versuchsnest genaues Protokoll geführt wurde über die Bauzeit der einzelnen Weibchen an ihren Nestern, so konnte leicht das Alter dieser Stadien auf etwa 120 Tage nach der Ablage als Ei, oder besser etwa 40 Tage nach dem Einspinnen bestimmt werden. (Dies läßt sich auch mit den nötigen Korrekturen aus Tabelle 14 erschließen.)

Bei den Larven läßt sich das Geschlecht morphologisch kaum erkennen, man muß es mehr erschließen aus der Größe und aus der Lage im Nest (die stets genau aufgezeichnet wurde). Bei der Nymphe kann man jedoch das männliche Geschlecht mit Leichtigkeit erkennen, hauptsächlich aus den langen Antennen mit 13 (statt 12) Gliedern und aus dem Fehlen der Cornua auf dem Clypeus. Ist auch, wie zu zeigen sein wird, die Möglichkeit, Spermatocytenteilungen zu finden, bei den solitären Bienen viel größer wegen ihrer bedeutend langsameren Entwicklung, so ist doch die Präparation des Hodens recht erschwert. Dem *Apis*-Hoden gegenüber verschwindend klein, liegt er im stark entwickelten Fettkörper und läßt sich auch bei ziemlicher Übung fast nie ganz isolieren. Freilich war dies bei der Kleinheit des Abdomens nicht so notwendig, wie die Vergleiche mit den ganz nach dem MEVESschen Vorbild fixierten Hoden zeigten. Auch in allen andern technischen Fragen war MEVES mir ein zuverlässiger Führer. Das HERMANNsche Gemisch, wie er es verwendete, gab Bilder offenbar ohne jede Schrumpfung, fast von der Klarheit eines Schemas. Es kamen ferner zur Verwendung FLEMMINGsche Gemische, beinahe ausschließlich nach den bei MEVES angegebenen Zusammensetzungen, und Sublimat-Eisessig (nach GILSON-PETRUNKEWITSCH). Bei besonders geglückten Präparaten stand letztere Fixierung der FLEMMINGschen (allein ausgenommen manche fertig aufgestellten Spindelfiguren, Äquatorialplatten) nicht nach. Eine immerhin deutlich erkennbare Schrumpfung hat sie mit der FLEMMINGschen gemein. Sie war überdies eine recht wünschenswerte Kontroll- und Vergleichsfixation für manche

[1]) Nach MEVES finden sich die geeigneten Stadien der Spermatogenese, die Spermatocytenteilungen bei *Apis mellifica* in Drohnenpuppen, die 11 Tage alt sind. Ich kam am selben Objekt zu einem andern Ergebnis, indem ich die Entwicklung von dem genau bestimmten Zeitpunkt der Eiablage an verfolgte; darnach sind diese Stadien 15—17 Tage alt.

weniger klarliegende cytologische Einzelheiten. Warm angewandt dürfte Sublimat das am schnellsten wirkende Fixierungsmittel sein, und gerade dieser Eigenschaft möchte ich besondere Bedeutung zumessen für das Studium gewisser rasch sich vollziehender Veränderungen an den Chromosomen. Der Wirkung der verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten im einzelnen wurde eingehende Beachtung geschenkt. Alle Stadien wurden bei allen Fixierungen studiert und zumeist auch gezeichnet. Bei der Deutung dieser Bilder wird dann der Ort sein, sich näher Rechenschaft von der Wirkung der einzelnen Fixationen zu geben.

Die in Paraffin eingebetteten 5—10 μ dicken Schnitte wurden mit Eiweißglycerin kombiniert mit Wasser aufgeklebt. Es empfahl sich, nicht besonders dünn zu schneiden, um nicht zu viel angeschnittene Kerne zu erhalten.

An Färbungen wurden die verschiedensten und diese in den verschiedensten Kombinationen angewendet; als Kernfärbungen insbesondere Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, Hämatoxylin nach DELAFIELD und Hämatein. Ersteres gab auch die achromatische Figur am deutlichsten wieder; aber es war für das Chromatinstudium eine ganze Skala von Differenzierungsstufen nötig; auch über andre Zellelemente gab die Eisenmethode Aufschluß; Hämatein erwies sich bei vorliegendem Objekt und seiner Chromosomgröße als das beste Hilfsmittel zur Zählung der Chromosomen. Nach 24stündiger Färbung und Differenzierung mit salzsaurem Alkohol erzielte man unschwer Bilder, bei denen die Chromosomen besonders bei der so häufigen gegenseitigen Verdeckung leichter zu zählen waren, als bei dem die Äquatorialplatten so stark schwärzenden Eisenhämatoxylin.

Die verschiedenen Plasmafärbungen Lichtgrün, Bordeauxrot, Eosin und Pikrokarmin empfahlen sich, um verschiedene Einzelheiten des Plasmas besser hervortreten und leichter erkennen zu lassen, ob ein Kern angeschnitten ist oder nicht.

Eine kräftige künstliche Beleuchtung erwies sich als notwendig für das Chromosomenzählen. Ein gewisses stereoskopisches Sehen im Mikroskop, von Vorteil zum Studium gewisser Lageverhältnisse, ließ sich bei den starken Kompensationsocularen dadurch ermöglichen, daß man dem Planspiegel bei feststehender Achse kleine Ausschläge nach beiden Seiten gab.

Die beigegebenen Bilder stellen nie optische Durchschnitte dar. Wie vielfach üblich wurden die bei hoher Einstellung deutlich hervortretenden Gegenstände in dunklerem Ton abgebildet. (In vereinzelten Fällen mußte umgekehrt verfahren werden.) Wo das eine oder andre

Mal angeschnittene Kerne abgebildet wurden, findet sich stets eine entsprechende Bemerkung. Bei den früheren Arbeiten wurden ähnliche Angaben vermißt.

Es wurde weniger Wert darauf gelegt, immer nur die allersprechendsten Mikroskopbilder wiederzugeben, sondern solche, die sich öfters finden lassen, also mehr die Durchschnittsbilder. Schon aus diesem Grunde wurden manchmal ganze Zellgruppen abgebildet. Ferner wurde jegliches Schematisieren bei der Wiedergabe ängstlich vermieden. Dies sollte auch dem Beurteiler es ermöglichen, sich über die Seriierung der Stadien ein eignes Urteil zu bilden, sowie auch darüber, wie die einzelnen Stadien ineinander übergehen.

II. Die Fortpflanzungsbiologie der solitären Apiden.

1. Bisherige Beobachtungen und Schlüsse.

Die cytologischen Untersuchungen der Samen- und Eireife bei Hymenopteren (wie die vorliegenden) erwiesen sich als besonders fruchtbar, nachdem sie, hauptsächlich durch v. Buttel-Reepen, Doncaster und Schleip, in Beziehung zur Geschlechtsbestimmungsfrage gesetzt worden waren.

Besonders günstig für die theoretische Deutung war es, daß man bei der Honigbiene auf einer durch Paulcke (1899) und Petrunkewitsch (1901) aufs neue gefestigten Theorie der Geschlechtsbestimmung fußen konnte. Eben deshalb soll auch hier, und zwar in diesem Falle durch Befragen der Biologie, zuerst untersucht werden, ob die Männchen auch bei solitären Bienen aus unbefruchteten Eiern hervorgehen, um damit eine möglichst sichere Grundlage für die theoretische Verwendung der cytologischen Ergebnisse zu erstreben.

Die Beobachtungsgabe und der Beobachtungsfleiß der früheren Autoren erleichtern hier die Arbeit. Es wird unsere erste Aufgabe sein, durch Vergleichung des bis jetzt Bekannten, das Sichere wie das Unsichere an dem Problem zu zeigen, das Ganze durch eigne Beobachtungen nachzuprüfen, um dann zu versuchen, die Frage samt vereinzelten Nebenfragen einer Beantwortung entgegen zu führen.

Die Tatsache, daß die Geschlechter im Bienenstock ganz regelmäßig verteilt sind, die Königinnen (eigentliche Weibchen) stets in den größten, die Männchen in kleineren und die Arbeiterinnen in den kleinsten Zellen entstehen, war schon lange bekannt.

Eine befriedigende Erklärung hat diese Tatsache durch Dzierzons Theorie gefunden: »Drohnen entstehen im Gegensatze zu den übrigen

Gliedern des Bienenstaates aus unbefruchtet gebliebenen Eiern und die Königin hat es in ihrer Gewalt, gerade solche Eier zu legen, wenn sie z. B. an eine Drohnenzelle kommt.«

Geraume Zeit vorher war eine ähnliche merkwürdige Verteilung der Geschlechter bei der »Maurerbiene« (= Mörtelbiene), *Chalicodoma muraria* F., dem geschickten Beobachter Jakob Christian Schaeffer (1764) aufgefallen. Da diese auffallendste aller Einsiedlerbienen, wie er sagt »der unsterbliche Reaumur zuerst und bis itzo noch ganz allein beschrieben hat«, braucht man wohl in unsrer Sache keine älteren Gewährsmänner zu suchen.

Schaeffer war es aufgefallen, wie die Mörtelbiene verschieden große Zellen baut, sie mit verschiedener Futtermenge versorgt und aus den großen Zellen Weibchen und aus den kleineren Männchen zieht. Nach ihm hat das Weibchen »Kenntnis« von dem verschiedenen Geschlecht seiner Nachkommen und von der jedem Geschlecht zukommenden Größe. Es sieht vorher, welches Ei ein Männchen und welches ein Weibchen wird, und verteilt die Eier dementsprechend auf die Zellen. »Ja, welches alles andre übertrifft! Die Mutterbiene weiß sogar die Ordnung, in welcher die männlichen und weiblichen Eyer in ihr und von ihr aufeinander folgen. Wie könnte sie sonsten diesmalen eine größere Zelle bauen, und ein weibliches Ey darein legen, und hierauf erst wieder eine andre Zelle bauen, in welche sie, wenn sie größer ist, abermalen ein weibliches Ey leget, wenn sie aber kleiner ist, ein männliches Ey leget.« — Schaeffer setzt demnach progame Geschlechtsbestimmung voraus.

Jean Henri Fabre hat das Verdienst, in der 3. Serie seiner lange Zeit wenig beachteten Souvenirs entomologiques (10 Bde., begonnen 1879, 2. Aufl. des 3. Bdes. 1890) die Frage der Geschlechtsbestimmung bei den solitären Apiden — offenbar selbständig — sich zu eingehender Untersuchung vorgelegt und dank seiner vorbildlichen Methode soweit gefördert zu haben, daß man sich wundern muß, wie lediglich einige Vorurteile ihm eine naheliegende Lösung unannehmbar machten und ihn überhaupt zum Verzicht auf jegliche Erklärung bewogen. Jedenfalls hat er durch seine Ergebnisse im Grunde schon manche erst später von andern gestellte Frage beantwortet und manchem der erst später auftauchenden Einwände den Boden entzogen. Daß seine Beobachtungen, die sich durch 6—7 Jahre hinzogen, zuverlässig sind, werden der Vergleich mit späteren Autoren, sowie eigne Nachuntersuchungen zeigen. Seine Resultate sind nicht statistisch niedergelegt; er gibt meist nur einige typische Beispiele genauer an. Diese wurden in den beigefügten Tabellen neben den Ergebnissen andrer Beobachter registriert. Um viele

Worte zu sparen, kann manchmal auf sie hingewiesen werden. Die Fabreschen Resultate seien, obschon von Cuénot (1899) und Schleip (1912) in den Grundzügen weiter bekannt gemacht und im Sinne der Dzierzonschen Theorie verwendet, hier nochmals kurz wiedergegeben.

1. Verschiedene Arten der Osmien (auch *Osmia cornuta*), ebenso wie *Chalicodoma*-Arten legen in ihren Nestern, deren Anlage das Alter der Zellen erkennen läßt, zuerst die Weibchen, dann die Männchen. Zugleich sind die weiblichen Zellen größer und besser mit Futter versorgt, die männlichen kleiner und enthalten kärglicheres Futter. Die Männchen, im Nest der Außenwelt zunächst, verlassen auch zuerst ihre Zellen. Als Ausnahme kennt er *Osmia tridentata*. Hier wechseln die Zellen der verschiedenen Geschlechter in der Nestanlage ziemlich regellos ab. Die Größe der Geschlechter ist hier aber auch ziemlich gleich, während bei den oben genannten das Größenverhältnis 2 : 3 beträgt. Die Regel:

Textfig. B.

Osmia cornuta-Nest in Schilfrohr, $^3/_4$ nat. Gr., rekonstruiert nach Fabre. Der Vorhof rechts ist verkürzt wiedergegeben.

beim Gelege zuerst die Weibchen, dann die Männchen, scheint weite Verbreitung bei den Hymenopteren zu haben.

2. Es liegt in der Macht der *Osmia*, von der Regel, erst die Weibchen, dann die Männchen, abzugehen: gibt man den Osmien kurze Niströhren, oder andre Nistgelegenheiten, die nicht das ganze Gelege einer *Osmia* (nach ihm etwa 15 Eier) aufzunehmen vermögen, so legt sie nicht zuerst alle weiblichen Eier (es sei im folgenden stets diese Ausdrucksweise gestattet), sondern immer bei jedem neuen Nest zuerst Weibchen, dann Männchen. Bezieht eine *Osmia* die birnförmigen, geräumigen *Anthophora*-Zellen (vgl. Fig. g u. h Taf. XI), dann pflegt sie bei jeder Zelle unten im weiten Teil ein Weibchen, im oberen engeren Teil, durch eine Zwischenwand getrennt, ein Männchen einzuquartieren. Einen ähnlichen besonders überraschenden Fall zeigt Fig. B, das Schema eines Nestes, angelegt in 11 mm weitem Schilfrohr und hier rekonstruiert nach den genauen Angaben Fabres. Wenn Chalicodomen alte Nester wieder beziehen, finden sie selten alle Zellen leer und bezugsfähig. Das ganze Gelege muß auf mehrere Nester verteilt werden. Dann aber sind fast

die gleichen Bedingungen gegeben, wie bei der Bienenkönigin. Die Eier entsprechen hier der durch andre Individuen bestimmten Zellgröße.

3. Die Futtermenge ist nicht geschlechtsbestimmend: *Anthidium septemdentatum* Latr. und *bellicosum* Lep. bauen nach ihm in *Helix aspersa*-Schalen. Hinten liegen ebenfalls die Weibchen vorn die Männchen, hier sind aber die Männchen größer als die Weibchen; begreiflicherweise, denn hinten ist hier der kleinere Raum und die kleinere Futtermenge. Man kann in einem eben angelegten *Osmia tridentata*-Nest Futtervorrat der hintersten Zellen eines Nestes bis auf ein Drittel verringern, den der vordersten Zellen um das Doppelte bis Dreifache vermehren, man erhält dann nicht etwa hinten Männchen und vorn Weibchen, sondern die gleiche Geschlechtsverteilung wie gewöhnlich. Nur die Körpergröße der Individuen wird durch dieses Experiment beeinflußt. Weibliches Geschlecht wird also nicht durch reichlicheres Futter bestimmt.

4. Die eierlegenden Weibchen haben nicht für jeden Augenblick zwei Eier, ein männlich präformiertes und ein weiblich präformiertes zur Verfügung, so daß in jedem Falle des Bedarfs ein gerade passendes gelegt werden kann. Dem widerspricht, wie Fabre erkennt, die Anlage der Ausführgänge des Ovars. Also progame Geschlechtsbestimmung ist ausgeschlossen.

5. Jedes Weibchen kann, je nachdem ihm Nistgelegenheit geboten wird, ein Geschlecht im Gelege ganz unterdrücken; also besteht auch eine etwaige progam festgelegte Geschlechtsproportion nicht. Gab er nämlich ganz enge künstliche Nester, oder die ammonitenartig, gleichmäßig eng aufgerollten Schalen von *Helix caespitum* (= *Xerophila ericetorum*), so erhielt er, in günstigen Fällen so gut wie ausschließlich, Männchen (s. Tab. 11).

Der Schluß läßt sich nicht abweisen: »Tel qu'il provient de l'ovaire, l'œuf n'a pas encore de sexe déterminé. C'est au moment de la ponte ou un peu avant qu'est reçue l'empreinte finale d'où proviendra le sexe.«

Von der Dzierzonschen Theorie muß er gestehen, sie sei très simple, lucide, séduisante, er kann ihr aber keine Sympathien abgewinnen. Er will ihr im Gegenteil einen »Keulenschlag« versetzen durch folgendes Argument: Bei der Beobachtung der letzten versorgten Zellen fand er verschiedentlich ganz normal aussehende und normal versorgte Eier, die sich, wie es sich zeigte, nicht entwickelten. «Ces œufs n'éclosent pas parce qu'ils n'ont pas été fécondés. Ainsi périrait tout œuf animal ou végétal qui n'aurait pas reçu l'imprégnation vivifiante. Tout autre réponse est impossible.»

Aber gerade die letzten Bemerkungen über die vermeintliche theoretische Unmöglichkeit jeglicher Parthenogenese zeigen, daß kaum eine andre als diese »sehr einfache und einleuchtende« Dzierzonsche Theorie hier als richtige Beantwortung seiner so geistreich an die Natur gestellten Fragen in Betracht kommen kann.

H. Nicolas (1892), offenbar allzu abhängig von Fabre, kennt bei »Osmien« (er gibt bei seinen Experimenten die Species nicht an) die Verhältnisse über Zellengröße, Futtermenge, Zellen- und Geschlechtsverteilung. Über ihre Beziehungen zueinander drückt er sich unklar aus und gibt eigentümliche Erklärungen:

. . . »La ponte se termine toujours par un ♂, tandis qu'elle débute par une ♀ invariablement, et cette autre considération de la plus haute importance que la distribution des œufs reste à la merci de la pondeuse pour leur sexuation, en un mot qu'elle pond à volonté un œuf devant donner un ♂ ou bien une ♀, suivant la nécessité du moment, à tel point que lorsque la pondeuse doit déposer un œuf ♂ (pouvons nous dire) elle prépare une loge et une quantité de nourriture différentes que pour un œuf ♀. La cellule devant contenir une ♀ est toujours plus spacieuse pour faciliter son développement, la ♀ étant toujours plus grosse que le ♂ dans bien des cas, tandis que, celle du ♂ est toujours plus réduite. Il faut donc admettre que tous ces préparatifs sont faits en raison du sexe et que, l'œuf étant déposé le dernier, forcément la pondeuse a conscience du sexe de l'œuf qu'elle va confier à ces provisions accumulées« (S. 117).

Er spricht von einer willkürlichen Bestimmungsfähigkeit des eierlegenden ♀ hinsichtlich des Geschlechts, zugleich von dem Zwang, im bestimmten Moment ein männliches Ei zu legen und hierfür — da es ja auch eine Kenntnis vom Geschlechte des Eies hat — eine passende Zelle sowie Futtermenge zu bereiten. Nach ihm bräuchte das ♀ eine größere Zelle, um sich leichter entwickeln zu können, da es »immer größer ist als vielfach die ♂«.

Wertvoller sind Nicolas' Angaben über das Verhältnis von Futtermenge zum Geschlecht des Zellenbewohners. Die Futtermenge ist nicht geschlechtsbestimmend: er setzte, »bei mehreren Gelegen« das jüngste Ei der vordersten Zelle auf den großen Futterball der hintersten Zelle und umgekehrt. Trotz des verschiedenen Futters entwickelt sich das jüngste Ei wie gewöhnlich zum ♂, das älteste zum ♀. Die veränderte Futtermenge hatte wohl Einfluß auf die Körpergröße, nicht aber auf das Geschlecht. Auch er gibt ausdrücklich zu, daß es in der Macht der Osmien steht, von der gewöhnlichen Geschlechtsverteilung, zuerst Weib-

chen dann Männchen, abzugehen. Veranlaßt hierzu werden sie in erster Linie durch gegebene außergewöhnliche Raumverhältnisse bei der Nestanlage, ganz wie Fabre es angibt.

Er empfiehlt bei den birnförmigen *Anthophora*-Zellen den engeren Ausgang der Zelle zu verstopfen und die Zelle, beim bauchigen Teil geöffnet, den Osmien als Nistgelegenheit anzubieten. Zuerst werde dann das *Osmia*-Weibchen ein Männchen legen, entsprechend dem jetzt engen Hintergrund der Nistgelegenheit, und zuletzt ein Weibchen.

Bei der Deutung der Befunde lehnt er die Dzierzonsche Theorie ausdrücklich ab. Er glaubt freilich, sie beziehe sich auf die »disposition des ovaires et la sortie des œufs de cet organe« (S. 118). Vom entscheidenden Punkte des Befruchtetseins oder Nichtbefruchtetseins erwähnt er nichts. (Ob hier nicht eine Verwechslung mit einem von Fabre fingierten und widerlegten Erklärungsversuch vorliegt? s. o. S. 252 Nr. 4 Fabre III². 1890, S. 409 ff.)

Seine Lösung, an der er selbst auch manches sonderbar findet, lautet mit Berufung auf Fabre: «Par un mécanisme spécial, il est évident que la mère donne au moment voulu le sexe à l'œuf qu'elle va pondre, mais rien n'est ordonné par avance, puisque, suivant la nécessité, nous avons fait pondre à volonté une suite d'œufs ♂ ou ♀: il suffisait d'offrir des roseaux courts, ou bien d'un diamètre différent aux mères qui pondent à leur gré un œuf ♂ ou un œuf ♀, en disposant ainsi du sexe de leurs œufs» (S. 118). Also auch er nähert sich ganz gegen seinen Willen der Dzierzonschen Theorie.

C. Verhoeff (1892b und c) glaubt, der Entdecker des Gesetzes der »Proterothesie«: »zuerst die Weibchen, dann die Männchen«, zu sein.

Er findet es bei den Fossorien, Anthophilen, Vesparien und Parasiten. Ihm ist aufgefallen, wie bei den bauenden Weibchen manche Anzeichen für ein Nachlassen der Brutversorgungsenergie (auch Fabre kennt ähnliches) sprechen, so z. B. ist der zuerst gebohrte Nestschacht eines *Crabro capitosus*-Weibchens bedeutend tiefer als die etwaigen späteren. Eine Folge davon ist das Kleinerwerden der Zellen und ihrer Nahrungsvorräte. Nach ihm ist »die Art des Geschlechtes wesentlich (wenn auch nicht ganz allein) von der Nahrungsmenge abhängig«.

So wäre freilich die »Proterothesie« verständlich. Nicht erklärt wäre sie nach ihm, wenn mit Dzierzon Befruchtung oder Nichtbefruchtung über das Geschlecht bestimmen würde, »denn bei so einer geringen Zahl von Nachkommen ist an einen Verbrauch von Spermatozoen nicht zu denken«.

An ein Drittes dachte er also nicht.

Friese (1901) bemerkt in ähnlicher Weise, daß bei *Osmia rubicola* Friese, wie Perez auch schon von andern Hymenopteren beobachtet habe, einzelne Nester nur ein Geschlecht enthielten.

Den Genannten schließt sich mit einer gelegentlichen und gleichlautenden Bemerkung Hans Hoeppner an, aus dessen sorgfältig verzeichneten Zuchtresultaten manches interessante Beispiel (auch von Nichtapiden) in die beifolgenden Tabellen aufgenommen wurde. Seine Aufzeichnungen bringt er im übrigen in keinerlei Zusammenhang mit unserm Problem.

Das reichste Material über die Geschlechtsverteilung bei Osmien hat in neuerer Zeit A. Popovici-Basnozanu (1909) zusammengetragen und auch statistisch verarbeitet. Die Schilfrohre, mit denen die Häuser seiner Landsleute in Rumänien gedeckt werden, boten ihm in großer Zahl »Linienbauten« von Osmien, also solche Nester, die für unsre Frage wie geschaffen sind. Er hat sich freilich nur darauf beschränkt, sein Material, bei seiner Mannigfaltigkeit lehrreich und offenbar zuverlässig, in Verbindung mit sorgfältigen Messungen und Zählungen zu veröffentlichen. Nach der Geschlechtsbestimmung fragt er nicht, nur meint er, die Fabresche Regel, zuerst die Weibchen in größeren Zellen mit vielem Futter, dann die Männchen in engen Zellen mit weniger Futter, dürfe keine absolute Gültigkeit beanspruchen, da er auch Ausnahmen davon anführen kann. Auch in einer späteren kurzen Abhandlung (1910), die darüber referiert, wie er aus eben angelegten Nestern Futter entfernt und nach der üblichen Zeit und bei sonst unveränderten Lebensbedingungen kleinere Individuen bekommen habe, nimmt er keinen Anlaß, über etwaigen bestimmenden Einfluß der Futtermenge sich zu verbreiten.

Über den Braconiden *Encyrtus fuscicollis* liegen, um auch einen Blick auf Nachbargebiete zu werfen, ältere Angaben vor (Bugnion 1891). Es entwickelten sich alle Nachkommen eines Weibchens aus ein und demselben Wirtstier zum gleichen Geschlecht, nur in seltenen Fällen krochen aus einer Raupe Männchen und Weibchen aus. Diese Verteilung der Geschlechter wurde mit den entsprechenden Verhältnissen bei *Apis mellifica* verglichen. — Dies darf aber nicht ohne weiteres geschehen, da bei *Encyrtus* durch Polyembryonie aus einem Ei bis zu 100 Nachkommen entstehen können, die dann alle stets das gleiche Geschlecht haben (Marchal 1904, Riley 1907 a und b). Wohl aber kommt es, nach diesem beachtenswerten Fall zu schließen, bei Hymenopteren sicher vor, daß das Geschlecht eines sich eben erst furchenden Eies, also schon außerordentlich früh, unabänderlich festgelegt ist.

Für *Encyrtus aphidivorus* weist Silvestri (1908) nach, daß aus unbefruchteten Eiern Männchen entstehen, bei *Litomastix truncatellus* gilt nach ihm (1906) die Dzierzonsche Theorie in vollem Umfang.

2. Eigne Beobachtungen.

Aus dem bisher Besprochenen ist zunächst eines sicher zu entnehmen: Fabre hat sich nicht getäuscht, wenn er bei den solitären Apiden feststellte, daß ihre Gelege in der Regel mit Weibchen beginnen und mit Männchen aufhören. Ein Blick auf die Zusammenstellungen der Tabellen lehrt uns dasselbe.

Die andre Beobachtung, daß das bauende Weibchen dann, wenn es das Gelege auf mehrere Nester verteilen muß, regelmäßig mit Weibchen und Männchen abwechselt und zwar gerade so, daß die Weibchen auch jetzt wieder in jedem einzelnen Nest hinten liegen und die Männchen jeweils vorn, scheint der Nachprüfung zu bedürfen, da ähnliches von andern nicht beschrieben wird. Ja es dürften dann die Bauten mit nur einem Geschlecht nur zu den Ausnahmen gehören, während solche mehrfach erwähnt werden und auch in den Tabellen verschiedentlich vorkommen.

Da die Osmien, wie sie in meinem Beobachtungsgebiet vorkommen (*Osmia cornuta* und *rufa*), i. a. nicht selbst sich die Nester graben, sondern so gut wie ausschließlich schon vorhandene Hohlräume benutzen (hauptsächlich die Nestlöcher andrer Lößbewohner, vereinzelt auch hohle Wurzeln und die ihnen eigens dargebotenen hohlen Holunderzweige), so konnten verhältnismäßig wenig ausgesprochene Linienbauten untersucht werden. Alle aber bestätigen die Fabresche Regel.

Als besonders bemerkenswert sei angeführt ein *Osmia rufa*-Nest Nr. 107, Tab. 4, Fig. a. Taf. XI.

Es verpuppten sich die Larven der

Zelle 1 am 11. 7. 12: Weibchen (Kokon etwa 13 mm);
Zelle 2 (als Larve eingegangen);
Zelle 4 am 15. 7. 12: Weibchen (Kokon etwa 12 mm);
Zelle 5 am 13. 7. 12: Männchen (Kokon etwa 12 mm).

Die Zelle 3 sollte der Regel nach ein Weibchen enthalten, der Kokon aber war nur 8,5 mm lang und man hätte ein Männchen erwarten sollen (da die durchschnittliche Kokonlänge der Weibchen 12 mm, die der Männchen 10 mm beträgt, wie auch Popovici [1910] bestätigt, vgl. auch Fig. n. Taf. XI): am 29. 7. 12 schlüpfte eine weibliche Nymphe aus. Nicht deswegen also entstehen hinten im Nest Weibchen, weil hinten

viel Futter zur Verfügung steht, denn hier enthielt eine Zelle hinten im Nest wenig Futter, die Larve hatte wenig Futter aufgenommen und trotzdem sich zum Weibchen entwickelt.

Sind die Osmien lediglich auf die Zellen und Nestlöcher andrer Apiden angewiesen, wie in freier Natur am Kaiserstuhl fast ausschließlich (auch am Versuchsnest), dann kann von ausgesprochenen Linienbauten keine Rede sein: Von alten Apidennestern sind in den seltensten Fällen alle Zellen wieder bezugsfähig, zumal im zeitigen Frühjahr. Manche Zellen, ja ganze Zellreihen sind gar nicht geöffnet worden, weil die Brut nicht zum Ausschlüpfen kam, oder noch nachträglich durch Parasiten vernichtet worden, die mit dem Bienenei sich in der Zelle entwickeln oder die sich durch schmale Ritzen oder enge Bohrlöcher Zugang verschaffen. In vielen befinden sich noch Wintergäste, hauptsächlich Spinnen, Coccinellen, Dipteren oder auch noch anderweitige Apiden, die sich eingemietet hatten, aber noch nicht ausgeschlüpft sind. Daher sind die Osmien hier gezwungen, ihr Gelege auf mehrere Nester zu verteilen. Wenn man daher an sonnenreichen Frühlingstagen eine geeignete Lößwand im Auge behält, so findet man neben emsig und sicher aus- und einfliegenden nahrungbeitragenden Osmienweibchen, auch solche, die ohne Pollenbeute unaufhörlich, nach Art der Schmarotzer, die Wände absuchen. Während die übrigen emsig weitersammeln, müssen diese die Sammeltätigkeit unterbrechen und nach geeigneten neuen Nistlöchern suchen. Es scheint also hier meistens ausgeschlossen, daß ein *Osmia*-Weibchen sein ganzes Gelege in ein und demselben Schacht unterbringt.

Tatsächlich fanden sich in den meisten Fällen zwei bis drei Osmienzellen beisammen im Löß gebaut, seltener fünf, z. B. Nest 74 *a—e* Tab. 14, einmal unter außergewöhnlichen Umständen sechs (Nest 71 *a—f*). Daß aber durchschnittlich ein Weibchen im ganzen nur drei Nachkommen hat, scheint ausgeschlossen, schon wenn man die Dauer der ganzen Brutversorgung mit der Dauer der Versorgung einer einzelnen Zelle vergleicht.

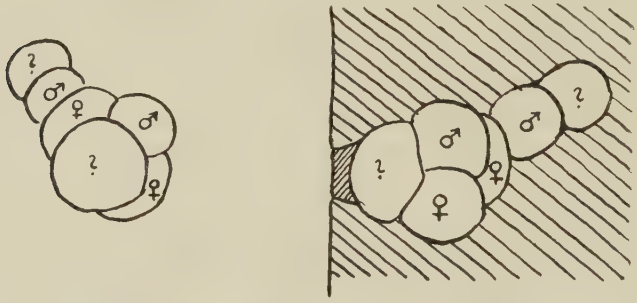
Die Tätigkeit der Weibchen am Versuchsnest begann bald nach dem 15. 3. 12, dem Termin der ersten Begattungen. Die ersten Nester waren in der ersten Woche des April, die letzten am 22. April geschlossen. Um eine Zelle zu bauen und zu versorgen, sind bei gutem Wetter nicht mehr als 6 Stunden erforderlich, wie aus verschiedensten Umständen folgt, auch eigne Beobachtungen bestätigen.

Die Zahl der am Versuchsnest erzielten Nester war größer als die Zahl der bauenden Weibchen, und doch enthielt eines, an dem hauptsächlich vom 8.—17. April gebaut worden war, zwölf Zellen, von denen elf lebende, besonders große Nymphen enthielten. Diese stattliche Zahl

von Zellen war in kurzer Zeit gebaut und versorgt. Die Insassen wiesen denn auch, wie die Zuchtergebnisse zeigten, minimale Altersunterschiede auf. Ein einziges Bienenweibchen hatte sie also kurz nacheinander gelegt.

Das alles deutet auf eine bemerkenswerte Brutversorgungsenergie der Osmienweibchen hin. Wenn auch bei *Osmia cornuta* die Fruchtbarkeit nicht so groß zu sein scheint, als wie z. B. die von *Osmia parvula* [welche bei uns bis 19 Eier legt nach Hoeppner (1904 II)], auch nicht wie vielleicht die der *Osmia cornuta* in südlicheren Gegenden (z. B. bei Fabre, der durchschnittlich 15 Eier annimmt), so darf man doch durchschnittlich acht Eier pro Weibchen normalerweise rechnen. Dann sind aber sicher die in überwiegender Zahl gefundenen 2- und 3-Zellennester nicht ganze,

Textfig. C.



von vorn von der Seite

Osmia cornuta-Nest 71.

sondern nur Teilgelege der Osmien. Und wie steht es jetzt mit der Verteilung der Geschlechter?

Es war ganz auffallend, wie die obersten, dem Flugloch zunächst liegenden Zellen fast ausschließlich Männchen enthielten (ein für meine Sammelzwecke recht willkommener Umstand, — wie unangenehm wäre das Gegenteil aufgefallen!), fast nie fand sich ein Geschlecht allein. Zur Unterhaltung mancher Exkursionsbegleiter konnte so das Geschlecht des kommenden Fundes immer zum Voraus angegeben werden. Die Osmienweibchen haben also nicht zuerst die Reihe weiblicher Eier, dann die Reihe der männlichen gelegt, sondern in der genannten merkwürdigen Art, ganz wie Fabre es angibt, abgewechselt. Ein Teil meiner Beobachtungen und Aufzeichnungen ist in Tab. 14 neben den Zuchtresultaten mitgeteilt, genau nach den Notizen des Protokolls (obwohl bei Nest 70*a—c* und 73*a—c* offenbar eine Bezeichnungsverwechslung, begreiflich bei dem oftmaligen Umfüllen und eigentlich belanglos für den behandelten Punkt, vorliegt).

Einer Beobachtung, die wohl mit dem so lehrreichen, oben bei Fabre angeführten Falle (Fig. B) verglichen werden kann, sei noch eigens Erwähnung getan (s. Fig. C, Nr. 71 *a—f*).

In einem kugeligen Hohlraum mit rückwärts sich anschließendem engem Schacht hatte *Osmia cornuta* genistet. Sie hatte nicht etwa allein sich mit dem Schacht begnügt, sondern auch den kugeligen Raum, eine ungewohnte Nistgelegenheit, »geschickt« durch Zwischenwände in kleinere Kammern eingeteilt und auf diese Weise ausgenutzt. Leider ließ sich der Inhalt von zwei Zellen dem Geschlechte nach nicht näher bestimmen (zwei tote Larven). Eines ist sicher, hier hatte das Gelege nicht begonnen mit Weibchen, sondern gleich im Anfang wurde ein männliches Ei gelegt und wahrscheinlich die gewöhnliche Ordnung auch sonst noch einmal, den anormalen Raumverhältnissen entsprechend, abgeändert.

Aber auch bei günstigem Nistmaterial kommt es offenbar bei *Osmia cornuta* und *rufa* häufig vor, daß die Gelege auf mehrere Nester verteilt werden. Popovici (1909) findet unter 121 untersuchten Neströhren:

43	Röhren	mit	1	Zelle
25	»	»	2	Zellen
18	»	»	3	»
9	»	»	4	»
8	»	»	5	»
5	»	»	6	»
5	»	»	7	»
2	»	»	8	»
2	»	»	9	»
2	»	»	10	»
2	»	»	11	»

Es überrascht ihn die große Zahl der einzelligen Nester, zumal noch i. a. Raum für mehrere Zellen vorhanden war.

Wenn aber Popovicis Vermutung wahr wäre, daß es sich jeweils um das Ende der Gelege handle, dann würde die *Osmia cornuta* durchschnittlich nicht einmal zwei Eier legen! Zudem gibt er selbst an, daß *Osmia cornuta* an sich schon eine Vorliebe für die längsten Neströhren zeige, dann aber sind freie Räume unvermeidlich. Endlich gehört der freie Raum nach der letzten Zelle, der Vorhof, nach fremden und eignen zahlreichen Beobachtungen zum regelrechten Osmiennest und ist offenbar von nicht geringer Bedeutung, wie z. B. Friese (1899) hervorgehoben hat. Eine Deutung in obigem Sinn wurde von mehreren Seiten schon

versucht, ist aber in den meisten Fällen nicht zulässig. Vergleiche hierzu auch die Figuren a—f, speziell e und (f).

Sind aber die kurzen Zellserien nur Teilgelege, dann sind die Fabreschen Angaben, deren exakte Darstellung auch auf Zuverlässigkeit schließen läßt, wiederum bestätigt.

Fig. h zeigt auch, daß die bei Fabre unter Punkt 2 und bei Nicolas angegebenen Verhältnisse sich wiederfinden ließen. In einer bei Straßburg ausgegrabenen Zelle gebaut von *Anthophora fulvitarsis* Brullé findet sich hier unten ein weiblicher, oben ein männlicher Kokon, ein Beweis neben den andern für die Übereinstimmung des »Geschlechts« eines Eies mit den Raumverhältnissen, unter Umständen entgegen der gewöhnlich innegehaltenen Reihenfolge.

Was die anderweitigen Angaben über »monöcische« Bauten, d. i. solche mit nur einem Geschlechte angehen, so sind sie meist mehr gelegentlich gemacht, als Fälle, die bei Zuchten besonders auffallen mußten. Sodann muß beachtet werden, daß es sich hier offenbar nicht um strenge Gesetze, sondern um Regeln handelt und zwar wahrscheinlich um vorteilhafte Anpassungen, die nicht bei allen Hymenopteren mit Linienbauten gleich ausgeprägt vorliegen müssen und offenbar, wie die Tabellen zeigen, z. B. bei manchen Grabwespen (Sphegiden) weniger deutlich sind. Wenn sich *Osmia cornuta* und *Osmia rufa* hierin besonders auszeichneten, würde das nur übereinstimmen mit andern Beobachtungen.

Die für die Mörtelbiene (*Chalicodoma muraria* F.) angegebenen Verhältnisse wurden ebenfalls vorgefunden. Die Kontrolle stützt sich freilich nur auf wenige Nester, da *Chalicodoma* in hiesiger Gegend selten ist.

In Fig. 1 finden sich zwei Nester (die Seite, mit der sie am Sandstein festklebten, ist dem Beschauer zugewandt) mit einigen Angaben über die vorgefundene Geschlechtsverteilung: die Männchen haben die äußeren i. a. kleineren, die Weibchen die mittleren, geräumigeren Zellen inne. Ein andres Nest war länglich, und vom *Chalicodoma*-Weibchen in die vom Steinhauer ausgehauenen Gliederungen einer Fensterbrüstung eingebaut. Die breite Hohlkehle enthielt die Weibchen, der engere rechtwinklig geknickte Falz die Männchen.

Daß *Chalicodoma*, wenn sie alte Nester wieder benutzt, die Geschlechter auch in der komplizierteren Weise verteilt, scheint mir zwar nicht zweifelhaft, konnte aber nicht nachgeprüft werden. (Kokon- und Nymphengröße s. Fig. k und i.)

Bei den Schmarotzern (Apiden und andern) kommt nicht nur die reguläre Geschlechtsverteilung vor (vergleiche oben Verhoeff und unten die Tabellen), sondern offenbar auch die kompliziertere (s. z. B. die Nester

Nr. 187, 188, 191; ähnlich 197, 198, 199), denn daß z. B. die *Stelis*-Arten fruchtbar sind, geht daraus hervor, daß nicht selten acht *Stelis nasuta*-Kokons in einer einzigen *Chalicodoma*-Zelle vorkommen. Diese Verhältnisse bei den Schmarotzern näher zu untersuchen, müßte für einen Beobachter, dem die Umstände hold sind, eine interessante Aufgabe sein.

Die ganze Frage von den Geschlechtsfolgen bei der Verteilung des Geleges auf mehrere Nester ist übrigens für die Tatsache der Gültigkeit der Dzierzonschen Theorie, deren Diskussion wir uns nun nähern, ohne Belang, sondern nur für ihre Beweisbarkeit auf biologischem Wege.

Zuerst aber sei noch über einen, dreimal wiederholten, aber freilich immer mißglückten, Versuch berichtet, die Gültigkeit der Dzierzonschen Theorie auf direktem Wege festzustellen: unbefruchtete Weibchen zum Nestbau zu veranlassen und die eventuell erzielte Brut auf ihr Geschlecht zu untersuchen.

Zur rechten Zeit aus dem Kokon geschnittene, oder bei dem nachweislich ersten Ausschlüpfen gefangene, also sicher unbefruchtete *Osmia cornuta*-Weibchen wurden in geräumigem Zwinger isoliert. Der Zwinger stand im Freien, enthielt die verschiedensten Nistgelegenheiten und an Futtervorräten männliche *Salix caprea*-Zweige (als Pollenpflanze) und *Viola odorata* (als Nektarpflanze). Der Versuch schien etwas gewagt, doch bei der Eigenart der *Osmia cornuta* nicht aussichtslos. Wie gesagt, wiederholte Nachtfröste machten ihm, trotz getroffener Vorsichtsmaßregeln, jeweils ein Ende. Doch stehen für den erwähnten Zweck noch andre Wege offen, die bei Gelegenheit versucht werden sollen.

Über anderweitige Beobachtungen zu berichten, wird in den kommenden Kapiteln der richtigere Ort sein.

3. Die Dzierzonsche Theorie.

Gilt die Dzierzonsche Theorie für die Einsiedlerbienen? Es könnte müßig erscheinen, die Frage für die Solitären gesondert aufzuwerfen und gar sie eigens zu behandeln, aber es sei, ganz abgesehen vom obigen historischen Rückblick, daran erinnert, daß hier gegenüber der Honigbiene manche biologische Besonderheiten vorliegen.

Die eine Kaste, die der Arbeiterinnen, fehlt bei den solitären Bienen. Die Bienenkönigin hat die Größe der Zellen nicht bestimmt und steht der gegebenen Größe erst in dem Augenblick gegenüber, in dem sie das Ei legt. Bei den solitären Apiden wird i. a. zuerst die Zellengröße bestimmt, oder doch, wenn eine vorhandene Zelle mit bestimmter Größe verwendet wird, eine der Zellgröße entsprechende Futtermenge, — die

Arbeit mehrerer Stunden — beigeschafft. Das Futter wird nicht nachträglich, von andern Individuen und einer andern Kaste (bez. *Apis* vgl. Dickel 1909 usw.), vorgearbeitet und zu wiederholten Malen gereicht. Wachs, das Ausscheidungsprodukt einer Kaste, kommt nicht zur Verwendung (Dickel 1901 usw.). Die Zahl der Nachkommen ist ungeheuer vermindert und die Geschlechtsproportion verschoben. Die Entwicklung ist bedeutend langsamer und viel mehr äußeren Eventualitäten ausgesetzt.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der solitären Apiden zur Honigbiene sind sicher ganz verschieden. Ja bei einem Teil der Solitären selbst gilt die Dzierzonsche Theorie nicht, denn *Halictus* besitzt einen Generationswechsel zwischen einer parthenogenetischen und geschlechtlichen Generation. Ganz eigne Verhältnisse zeigen überdies bezüglich der Brutversorgung die Schmarotzerbienen. Es ist also der Mühe wert, hier selbständige Untersuchungen anzustellen. Manches Licht dürfte dabei auch wieder auf dunkle, weil unkontrollierbare Umstände bei *Apis* fallen, z. B. läßt sich hier etwaiger Einfluß der Futtermenge und Futterqualität (beides bei *Apis* unkontrollierbar) ungleich leichter bestimmen. Speziell dürften manche Einwände und Erklärungsversuche Dickels hier gegenstandslos sein.

Es sei zudem noch einmal daran erinnert, daß es wichtig ist für die theoretische Deutung der cytologischen Befunde, eine möglichst sichere Kenntnis von der Herkunft der Männchen auch bei den solitären Apiden zu haben (s. o. S. 243f. und S. 249).

Bei den Tatsachen, die uns zur Erörterung der geschlechtsbestimmenden Ursachen bei solitären Bienen führten, gehen so viele Erscheinungen Hand in Hand, daß es nicht leicht ist, die richtige Fragestellung und noch weniger, die richtige Antwort zu treffen. Denn je nachdem man die Tatsachen willkürlich in ursächlichen Zusammenhang bringt, kann man zu einem wahren Gewirr von Theorien kommen. Es handelt sich hauptsächlich um folgende Tatsachen:

1. Hinten im Nest sind Weibchen,
2. die Weibchen sind größer,
3. hinten im Nest sind große Zellen,
4. hinten im Nest sind größere Futtervorräte,
5. die Weibchen erscheinen zuletzt.

Welche von diesen für gewöhnlich festzustellenden Tatsachen hat oder haben die andern zur Folge? Zunächst sei freilich festgestellt, daß (besonders wenn man noch die Experimente in Betracht zieht) kaum

eine einzige Tatsache streng allgemeine Geltung hat, so daß man an sich jeden Erklärungsversuch durch Gegeninstanzen umstürzen könnte.

Am weitesten verbreitet, nicht nur bei den Hymenopteren, und wie es scheint fast nie durchbrochen und von größter Wichtigkeit für die Arterhaltung, ist die Regel, daß die Weibchen zuletzt, nach den Männchen erscheinen; also sind offenbar deswegen die Weibchen hinten im Nest.

Die nächste Frage wird dann lauten: Was bewirkt, daß die Eier hinten sich zu Weibchen entwickeln? Ist es, wie es zunächst scheint, das reichlichere Futter oder etwas andres? — Das ist die Geschlechtsbestimmungsfrage.

Das Futter bestimmt nicht das Geschlecht, und zwar weder die Futtermenge noch die Futterart.

Die Futtermenge kann nicht in Betracht kommen, denn zunächst muß festgestellt werden, daß wohl durchschnittlich die Futtermenge der Zellen, in denen Weibchen entstehen, größer ist als die Futtermenge der andern, nach Fabre im Verhältnis von 3 : 2, aber tatsächlich kommen in einem Nest alle Übergänge vor, siehe z. B. Fig. b, wo die Zellgröße mit der größten Regelmäßigkeit abnimmt und Fig. a und c. Das gleiche konstatiert Popovici (1909).

Bei den Meliponiden, bei denen Dzierzons Theorie gilt, sind nach Silvestri (1902) überhaupt die Zellen für die Arbeiterinnen und Männchen gleich groß (vgl. auch oben Fabre, Punkt 1) und von Anfang an geschlossen. Das Geschlecht wird also hier sicher nicht durch das Futter bestimmt, und es kann auch nicht nachträglich etwa durch Secrete der Arbeiterinnen beeinflußt werden.

Die Kokongröße, ein genaueres Maß für die Futtermenge, zeigt nicht nur alle Übergänge, sondern nicht selten bei Weibchen kleinere Zahlen als bei manchen Männchen.

Die Längen der Nymphen eines *Osmia cornuta*-Nestes betrugen der Größe nach geordnet:

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
7,5	9,5	9,7	10,1	10,5	11	11	11,2	12,2	12,2	mm,

davon waren 1, 2, 3 und 6 Männchen. Die größte männliche Nymphe von *Osmia cornuta* maß etwa 13 mm, das kleinste Weibchen von *Osmia rufa* 8 mm.

Einigermaßen deutlich zeigen das auch die, freilich nicht zu diesem Zweck unternommenen, Versuche Popovicis (1910), der Nester von *Osmia*

rufa (Nr. 80—96) aufschnitt und einen Teil des Futterballs entfernte. Die Weibchen wurden kleiner, sind aber noch zahlreich vertreten.

Es ließ sich oft konstatieren, daß die Männchen (offenbar weniger häufig die Weibchen) den Kokon zu spinnen begannen, ehe sie die Futtervorräte ganz aufgenommen hatten. Dies würde dafür sprechen, daß die Menge der aufgenommenen Nahrung sich nach dem Geschlecht richtet und nicht umgekehrt. Der S. 253 erwähnte Versuch Nicolas' mit der Vertauschung der Eier beweist überdies, daß das Geschlecht auch unabhängig ist von etwa verschiedener Futterart.

Fabre endlich findet bei gewissen Wollbienen, wie erwähnt (s. o. S. 252 Nr. 3), überhaupt kleinere Weibchen als Männchen, geringe Futtermenge kann also nicht männchenbestimmend sein.

Wie passender im nächsten Abschnitt gezeigt wird, ist eine Beeinflussung des Eies durch das Futter hinsichtlich des Geschlechtes schon deswegen ganz und gar ausgeschlossen, weil das Geschlecht unwandelbar festgelegt ist, geraume Zeit ehe die Larve überhaupt zu fressen beginnt.

Aus den Tabellen versuchte ich einige Daten über die Geschlechtsproportion zu erhalten. Eine auffallende Tatsache trat dabei zutage: In jenen Nestern, hauptsächlich Popovicis Zusammenstellungen entnommen, die viele Lücken (= tote Larven oder unaufgezehrte Futtervorräte) zeigen, überwiegt die Zahl der Männchen so stark, daß das Geschlechtsverhältnis ♂ : ♀ manchmal von 1 : 2 (günstige Bedingungen), in 2 : 1 (ungünstige Bedingungen) umgewandelt erscheint[1]). Die Geschlechtsgrenze im Nest ist deutlich verschoben, denn die gewöhnliche Anordnung: zuerst Weibchen, dann Männchen ist offenbar auch unter diesen ungünstigeren Verhältnissen eingehalten. Die Verluste treffen, wie ein Blick auf die Tabellen lehrt, die Weibchen- und Männchenserien in gleicher Weise. Wäre der geschlechtsbestimmende Einfluß der Futtermenge überhaupt annehmbar, hier könnte man dann obige Verhältnisse unschwer folgendermaßen erklären: die Anzeichen deuten auf anormale Bedingungen, nicht der Temperatur usw. (denn sonst hätten auch die übrigen Nester gelitten), sondern am ehesten des Futters; das geringe oder schlechte Futter begünstigte das Entstehen der Männchen. — Da aber, wie erwähnt, die Futtermenge keinen Einfluß haben kann und eine andre Erklärung gesucht werden muß, wäre die Erscheinung genauerer Prüfung und Untersuchung wert. Man wird, die allgemeinere Gültigkeit

[1]) Die Geschlechtsproportion bei den einzelnen solitären Apiden scheint nach Müller (1872) zu schwanken, durchschnittlich beträgt sie in Übereinstimmung mit meinen Befunden etwa 1 : 1. Die Variationsbreite der Proportion ist freilich nicht unbeträchtlich.

der Beobachtung vorausgesetzt, die anormalen Verhältnisse suchen müssen beim bauenden Weibchen. Nebenbei könnte — um vorzugreifen — vielleicht noch in Betracht kommen ein Nichtfunktionieren des Receptaculum seminis, Anormalität der Eier, ihrer Mikropyle und ähnliches.

Nachdem durch Fabres verdienstreiche Experimente unzweifelhaft festgelegt ist, daß die Bestimmung der Zellen und ihres Inhalts normalerweise vom Weibchen abhängt, können alle etwa in Frage kommenden geschlechtsbestimmenden Ursachen, die ohne jede Beziehung zum Weibchen sind, wie z. B. Temperatur und ähnliches, ausgeschlossen werden.

Da, wiederum nach Fabre, weder ein progam festgelegtes Geschlecht (s. o. S. 252, Punkt 4), noch auch progam festgelegte Geschlechtsproportion angenommen werden darf (s. o. S. 252, Punkt 5), kann nur noch in Frage kommen, ob das Weibchen von dem Augenblick der Eiablage bis zur Fertigung des Zellverschlusses das Geschlecht des Eies beeinflußt. Man könnte an sich an eine Bespeichelung des Eies denken (»Befruchtung« nach Dickel bei *Apis mellifica*), denn das Ei ist tatsächlich sorgfältig im Futterball festgeklebt (s. Fig. c). Aber abgesehen von allen Unwahrscheinlichkeiten, müßte hier diese Prozedur ganz anders vorgenommen werden als bei *Apis*, nämlich nur ganz kurze Zeit und nur von einem echten Weibchen (während »Befruchtung« durch Sekundärweibchen von Dickel [1909] angenommen wird!). Und doch sollte es hier wie dort ähnliche Wirkungen haben?

Es bleibt nur mehr der Augenblick der Eiablage übrig. An sich könnten freilich Beeinflussungen des Eies vor sich gehen, die sich unsrer Erkenntnis ganz und gar entziehen: Wenn aber fakultative Parthenogenese bei Hymenopteren nachgewiesenermaßen weit verbreitet ist, z. B. bei *Halictus*; wenn Adam (1912) gezeigt hat, daß auch *Osmia* beim Receptaculum seminis und seinem Ausfuhrweg Vorrichtungen besitzt, die in jedem Augenblick das Befruchten oder Nichtbefruchten nach Willkür des Weibchens ermöglicht, dann kommt für die Osmien und ihre auffallende Geschlechtsverteilung biologisch nur diese Art der Geschlechtsbestimmung ernstlich in Frage. Wenn zudem nun aufs neue unzweifelhaft festgestellt werden konnte, daß bei der so nahe verwandten Honigbiene die Eier der Drohnenzellen sich von denen der andern in dem Punkte unterscheiden, daß sie »nie« ein Spermium und nie eine Spur davon zeigen[1]), dann treten alle andern an sich so wenig wahrscheinlichen Möglichkeiten zurück, und es kann als bewiesen gelten, daß in diesem biolo-

[1]) Eine eigentümliche Art von Parthenogenese wies E. Krüger (1913) bei *Rabditis aberrans* nach: ein Spermium dringt ein, tritt aber nicht in Wirksamkeit, sondern geht bald zugrunde. Wäre ähnliches bei den Bienen der Fall, dann könnte man vielleicht

gisch so wichtigen Unterschied der geschlechtsbestimmende Faktor nicht nur bei *Apis mellifica*, sondern auch bei den solitären Bienen zu suchen ist.

An der »Willkürlichkeit« der Befruchtung oder Nichtbefruchtung wird festgehalten werden müssen (vielleicht nicht für alle Arten in gleicher Weise), obwohl manche Erscheinungen (auch die der Proterothesie), einfach durch Annahme des vorzeitigen Spermienverbrauchs erklärt werden könnten; das lehrt ein Blick auf die Tabellen, besonders die lehrreichen Nester Nr. 157—161 und 162—164 u. a. Es läge gewiß an sich nahe, anzunehmen, vorn im Nest liegen nur noch Männchen, weil die Spermien im Receptaculum seminis des eierlegenden Weibchens verbraucht sind, und nur noch unbefruchtete Eier gelegt werden können.

Daß aber die Zahl der übertragenen Spermien so gering ist, dagegen sprechen die Umstände bei der Paarung (die beobachtet wurden), auch z. B. Nest 164 mit seinen 25 Männchen und seinem ♀ an 17. Stelle, endlich die Morphologie des Hodens und Receptaculum seminis.

Trotzdem die Weibchen nicht deswegen in den hintersten Zellen entstehen, weil dort mehr Futter vorhanden, reichliches Futter aber weibchenbestimmend ist, so ist dies Sichzusammenfinden von Weibchen und viel Futter hinten im Nest offenbar einerseits durch das nachweisbare Nachlassen der Brutversorgungsenergie, anderseits besonders durch den für die Art aus der besseren Ernährung der Weibchen entspringenden Nutzen, erklärt. Also weil doch einmal die hintersten Zellen besser versorgt sind und weil es nicht gleichgültig ist, ob die Weibchen gut oder schlecht ernährt sind, so ist die Erscheinung verständlich, daß die weiblichen Individuen in Zellen mit reicherer Futtermenge und zwar im Anfange des Geleges, d. h. hinten im Nest auftreten. Dies ist die vorteilhafteste und auch die unter den solitären Apiden offenbar verbreitetste Art der Geschlechtsverteilung. Bei den anpassungsfähigsten Arten, wie z. B. bei *Osmia* kann dann noch eine kompliziertere Art der Geschlechtsverteilung ausgebildet sein und unter Umständen betätigt werden: Es kann dann, wie bei der Bienenkönigin, die Wahrnehmung einer großen Zelle (mit viel Futter) die nötigen Reflexe auslösen, daß ein befruchtetes Ei gelegt wird, und umgekehrt, wenn z. B. die Raumverhältnisse nur eine kleine Zelle zulassen.

Bei den Arten, die eine ausgeprägtere, willkürliche Bestimmbarkeit besitzen, allem nach z. B. *Osmia*, *Anthidium*, kommen darum Verhältnisse

---

manche Vererbungsanomalien bei *Apis* leichter erklären. Indes hätten Paulcke, Petrunkewitsch und Nachtsheim die Spur des eindringenden und degenerierenden Spermiums sicher ebenso wie Krüger cytologisch nachweisen können.

vor, die als Ausnahmen von dem primären Gesetze der Proterothesie erscheinen. Auf Grund der Dzierzonschen Theorie erscheinen auch solche »Widersprüche« begreiflich. Fabres Angaben über »*Osmia tridentata*« stimmen vielleicht nicht mit denen Verhoeffs 1892a überein (siehe Tab. 6, wenn nicht ungenaue Artbezeichnung vorliegt, womit man bei Apiden rechnen muß). Eine Nachprüfung der Verhältnisse bei *Osmia tridentata*, die auch nach Verhoeffs Angaben eigenartig zu sein scheinen, wäre wohl notwendig. Daß Fabre annähernd gleichmäßig große Zellen bei einer Art gefunden hat, daran ist nicht zu zweifeln, daß aber dann auch die Geschlechter im Gelege regellos verteilt sind, ist bei Annahme der Theorie Dzierzons wohl begreiflich.

Es sei noch an die auf Dzierzons Theorie fußende und so überaus einleuchtende Erklärung der merkwürdigen Bienenzwitter durch Boveri 1902 erinnert. Das reife Bienenei ist auf alle Fälle geneigt zur parthenogenetischen Entwicklung. Der Furchungsprozeß beginnt stets, auch wenn kein Sperma ins Ei eindringt. Er kann auch begonnen haben, wenn ein Spermium zwar eingedrungen ist, seine Vereinigung mit dem weiblichen Vorkern sich aber verzögert hat. Nicht der weibliche Vorkern, sondern einer seiner »parthenogenetisch« entstandenen Abkömmlinge mag dann mit dem Sperma verschmelzen. Als Produkt der Entwicklung kann auf diese Weise ein Mosaik von männlichen und weiblichen Eigenschaften entstehen, wie sie manche Zwitter von *Apis mellifica* darstellen. Solche abenteuerlichen Zwitterformen sind aber auch für solitäre Bienen verschiedentlich beschrieben worden (s. z. B. Friese 1891b): Also auch Boveris Erklärung kann man so wohl fast als Probe für die Richtigkeit, jedenfalls aber als Beweis der Brauchbarkeit der Dzierzonschen Theorie betrachten.

III. Die Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese.

1. Morphologie des Hodens und Daten zu seiner Entwicklung.

Der Hoden von *Osmia* besteht aus 6 gestreckten, parallel der Körperachse über dem Darm gelegenen Schläuchen, deren nach vorne gerichtetes blindes Ende spitz ausläuft. Je drei münden in eines der beiden Vasa deferentia, die gleich nachdem sie noch die Ausführwege einer umfangreichen, aufgeknäuelten Anhangsdrüse aufgenommen, zu beiden Seiten des Darmes abwärts verlaufen, um sich dann zu vereinigen und unpaar zu münden.

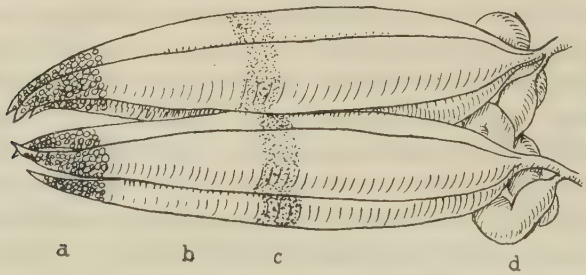
Die paarige Anlage des Hodens läßt sich noch bei den eben ausgeschlüpften Nymphen wohl erkennen, indem besonders im hinteren Teil

des Hodens die zwei Gruppen von je drei Schläuchen noch ziemlich weit auseinander liegen. Ein Hüllepithel umgibt die einzelnen Schläuche und die Gesamtheit der sechs, und umschließt dorsal außerdem noch eine homogene, offenbar der Ernährung dienende Masse. Später liegen die 6 Schläuche eng aneinander und bilden ein birn- bis spindelförmiges kleines Paketchen von etwa 1,8 mm Länge in ausgewachsenen Zustand (vgl. Textfig. D).

Diese Anlage der Keimdrüsen macht die solitären Apiden zu einem Objekt, bei dem die Orientierung über die verschiedenen Entwicklungsstadien der Keimzellen so einfach wie möglich ist:

Ein Keimlager findet sich ausschließlich im engen Schlauchende. Die Abkömmlinge ein und derselben Urkeimzelle bleiben nach den verschie-

Textfig. D.



Hoden von *Osmia cornuta* (Ex. 68) 11 Tage nach der Verpuppung rekonstruiert etwa 35fach, vom Rücken gesehen, das Hüllepithel ist abpräpariert gedacht.
a) Keimlager + Spermatocytenzone, *b*) Wachstumszone, *c*) Reifezone, *d*) Anhangsdrüsen.

denen Teilungsschritten stets beisammen, umgeben von Follikelzellen, deren Ursprung, dem Chromatingehalt der Kerne nach zu schließen, ein somatischer sein muß; sie bilden Spermatocysten, ganz wie sie bei *Apis mellifica* Meves 1907 beschrieben hat. Seine dort gegebene Abbildung könnte ohne weiteres auch für *Osmia* gelten. Auch die Fortsätze der Follikelzellen, die Follikellappen, finden sich hier und durchwachsen auch noch bei späten Stadien den ganzen Cystenraum. Für die Einzelheiten sei daher auf Meves 1907 verwiesen.

Die dort beschriebene kugelig-strahlige (bei Schnitten »rosettenartige«) Anordnung konnte vom 8-Zellenstadium an verfolgt werden bis zu einem vielzelligen (wahrscheinlich 64zelligen) Stadium. Die Zellen sind teilweise außerordentlich stark in die Länge gestreckt. Der weitere distale Teil enthält den stets ansehnlichen kugeligen Kern. Die Spindeln der Spermatogonienteilungen stehen immer radial (vgl. Henking 1891). Nach den letzten dieser Teilungen lockern sich allmählich die Zellen einer Rosette.

Die Follikel bleiben bestehen und auch die Spindelrestkörper, die von der letzten Teilung herrühren sollen, sind meistens noch sehr lange zu sehen.

Die Wachstumsphase, die dann beginnt, dauert lange, so daß die letzten Spermatogonienteilungen von den Reife- oder Spermatocytenteilungen durch einen breiten Zwischenraum getrennt werden, der ausgefüllt wird durch die langsam, aber deutlich größer werdenden Zellen.

Die Spermatocytenteilungen treten zuerst auf am Rand der Hodenschläuche. Die Teilung scheint verhältnismäßig rasch zu verlaufen. Recht bemerkenswert ist, daß die Zellen einer Cyste, die wie gesagt auch jetzt noch von den Follikelzellen umschlossen sind, fast immer ganz genau auf der gleichen Phase der Teilung stehen. Wo größere und kleinere Unterschiede bestehen, kann man dann schließen, daß gerade die betreffenden Phasen — nur bei bestimmten kommen solche Unterschiede vor — mehr oder weniger schnell vorübergehen. Die Ordnung, daß die dem Hodenausgang zunächst liegenden Cysten immer zuerst in Teilung eintreten, scheint stets genau eingehalten zu werden. Diese Zone, in der die Teilungsbilder auftreten, ist bei den einzelnen Röhren eines Hodens etwas verschieden breit; sie tritt bei allen in annähernd gleicher Entfernung vom Hodenursprung auf, (wie auch die andern sich entsprechenden Veränderungen).

Nach der Reifung wandeln sich die Spermatiden sofort in Spermatozoen um, die dann, immer in den typischen Bündeln vereint, und mit dem Kopf dem Hodenausgang zu gerichtet sind.

Eine Orientierung ist so unter allen Umständen mit Leichtigkeit möglich, am leichtesten natürlich bei längsgeschnittenem Hodenschlauch.

Zeitlich geht die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei *Osmia* merkwürdig früh vor sich. Zur Erläuterung dieser für unsere Frage wichtigen Verhältnisse seien verschiedene Einzelheiten angeführt:

In einem typischen *Osmia*nest wurde am 18. 4. 1912, zu einer Zeit, wo außer der *Osmia cornuta* keine andre *Osmia* schon soweit entwickelte Brut hatte, eine junge Larve (Exemplar 51, Tab. 14) gefunden und fixiert, die schon einen Teil der Futtervorräte verzehrt hatte. Die meiste übrige *Osmia cornuta*-Brut, unmittelbar neben diesem Nest, war noch nicht aus dem Ei geschlüpft. Bei dieser allem Anschein nach noch ganz jungen Larve fanden sich doch schon im Hoden und zwar in seiner größten Ausdehnung vielzellige Rosettenstadien der Spermatocysten.

Im Hoden von Exemplar 55*b*, Tab. 14, das gleich nach der Verpuppung fixiert wurde, finden sich Teilungsbilder in den Spermatogonien und im Hüllepithel besonders zahlreich. Die Spermatocyten unmittelbar vor der Hodenausführstelle beginnen schon die Reifeteilungen.

Exemplar 68 zeigte etwa 11 Tage nach der Verpuppung schon ziemlich dunkelpigmentierte Augen. Der Hoden ist aus der Schnittserie in Fig. D rekonstruiert. Er ist, quer geschnitten, verteilt über 225 Schnitte von je 7,5 μ Dicke. Die Längenverhältnisse der einzelnen Hodenzonen ließen sich leicht durch Abzählen der Schnitte feststellen. Es erstreckt sich das Keimlager + Zone der rosettenförmigen Spermatocysten über 34 Schnitte (= $^1/_6$ der Hodenlänge), die Wachstumsphase über 62 (= beinahe $^1/_3$ d. H.), die Zone der Reifungsteilungen durchschnittlich über 18 Schnitte (= $^1/_{13}$ d. H.), beinahe die Hälfte des Hodens ist also mit gereiften Zellen bis fertigen Spermatozoen gefüllt.

Exemplar 71*a* enthielt fast keine Spermatogonienteilungen mehr. Das Ausschlüpfen aus der Larvenhaut hat sich hier der inneren Entwicklung gegenüber verspätet.

Bei Exemplar 72*d* (die endgültigen Thorax- und Kopfhaare unter der Nymphenhaut beginnen sich dorsal auszupigmentieren, s. Fig. o), ist die Neubildung von Keimzellen offenbar schon längere Zeit vorüber, und die jüngsten Zellen haben bereits die Wachstumsperiode begonnen. Der Hoden von Exemplar 80*a* (s. Fig. p) enthält schon über $^3/_5$ gereifte Zellen, zum größten Teil fertige Spermatozoen.

Eine am 23. August bei Straßburg ausgegrabene und aus dem Kokon geschnittene Imago enthielt bis in die letzten Enden der Schläuche nur ausgebildete Spermatozoen. Vier Monate sind vorüber, seitdem das Männchen aus dem Ei geschlüpft, und 7 Monate dauert es noch, bis seine Spermien zur Verwendung kommen!

Bei dem auffallenden Parallelismus der Spermatogenese bei *Apis mellifica* und *Osmia* wird man wohl einen gewissen Parallelismus bei der Ovogenese annehmen müssen. Wenn wir also Paulckes (1900) Ergebnisse über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin auch auf die jungen Ovarien bei *Osmia* anwenden, dann ergibt sich, daß die Keimzellen so früh und so verschieden sich entwickeln, daß eine geschlechtliche Umprägung in postembryonaler Zeit unmöglich erscheint.

Weiter hat Petrunkewitsch (1902, S. 12) gezeigt, daß man das Geschlecht des *Apis*-Embryo schon morphologisch erkennen kann, bevor er ausgeschlüpft, d. h. bevor das Chorion verschwindet: Beim weiblichen Embryo sind nämlich die Geschlechtszellen viel geringer an Zahl, als beim männlichen.

Das gleiche fanden Carriere und Buerger 1887, welche »die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* F.) im Ei« untersuchten. Hier münden die Vasa deferentia im 10. Abdominalseg-

ment, die Oviducte enden im 7. und weisen außerdem Terminalampullen auf, ausgesprochene, unveränderbare Geschlechtsunterschiede, die möglicherweise acht, sicher etwa vier Tage, bevor die Larve zu fressen beginnt, nachgewiesen werden können. Da nun die Hoden von *Chalicodoma* und *Osmia*, wie ich mich überzeugen konnte, keinen Unterschied aufweisen, so ist es mehr als wahrscheinlich, daß auch bei *Osmia* die sexuelle Differenzierung schon ebenso frühzeitig erkennbar sein wird.

Die Behauptungen vom zwitterigen Charakter früher Stadien (Dickel bes. 1910, Verhoeff 1892b und Pflueger 1903) und von wesentlichem Einfluß der Futtermenge auf das Geschlecht, werden also durch histologisch-ontogenetische Untersuchungen mit aller wünschenswerten Klarheit widerlegt.

Bei denjenigen Tieren, wo ursprünglich geschlechtlich indifferente und später erst verschieden verlaufende Entwicklung vom Keimzellen beschrieben wurde (z. B. Schleip 1911, Krüger 1913, Demoll 1912), da liegen ganz und gar andere Verhältnisse vor.

2. Die Spermatogonienteilungen.

In der Gegend des Keimlagers sieht man dicht aneinander gedrängte Kerne, im übrigen aber keine deutlichen Strukturen, also keine Zellgrenzen usw. und noch weniger Unterschiede zwischen den verschiedenen Zellarten. Zudem ist hier noch alles außerordentlich klein. Speziell ein Unterschied zwischen Hüllepithel und Keimzellen läßt sich schwerlich erkennen, auch kein solcher zwischen Keimzellen und Follikelzellen. Die beginnende Spermatocystenbildung zeigt sich in der unmittelbar folgenden Zone dadurch an, daß man auf Schnitten vier Zellen etwas isoliert von den übrigen sich eng aneinander schließen und gegenseitig, besonders der Mitte zu, abplatten sieht. Das Chromatin erscheint in wenigen unregelmäßig geformten Schollen verteilt. Nach all dem Genannten ist es begreiflich, daß die ersten Spermatogonienteilungen kaum auffindbar sind. Die vielzelligen Cysten sind aber einer genaueren Untersuchung etwas leichter zugänglich. In dem, freilich nur im Verhältnis zum Plasmaleib »großen«, kugeligen Kern ist das Chromatin auf der Peripherie und zwar schon etwas feiner verteilt. Man kann einige Stränge (Fig. 1, 2), besonders auf den dem Beschauer zu- und abgewandten Kuppen der Kernkugel erkennen. Bei Stadien kurz vor den letzten Spermatogonienteilungen, wo die Chromosomen offensichtlich schon herausdifferenziert sind, und die Größenverhältnisse die Beobachtung etwas erleichtern, kann man zwar nicht eine exakte Zählung, aber doch eine Schätzung wagen. Denkt man sich der Kernkugel einen Würfel eingeschrieben und betrachtet jede der

den 6 Würfelflächen zugeordneten Kernkuppen, für sich, bei 2 ist es wie gesagt leicht, dann liegen durchschnittlich auf jeder Kuppe 2—3 Chromosomenstränge. Daß diese nicht zusammenhängen, kann sicher deswegen angenommen werden, da so häufig einzelne Stücke immer von der gleichen Länge festzustellen sind, auch wenn man garnicht die einseitig angeschnittenen Kerne, die es am deutlichsten zeigen (Fig. 2), berücksichtigt. Am Rand des Kernumfangs erscheint das Chromatin wegen der perspektivischen Verkürzungen angehäuft. Das Vorhandensein eines Nucleolus (vgl. Meves 1907, Mark und Copeland 1906, Lams 1908) oder gar zweier (Meves und Duesberg 1908) ist hier nicht nachzuweisen. Unsre Schätzung würde uns demnach auf die Zahl 12—18 Chromosomen führen. Die Kernmembran ist stets deutlich (Fig. 3), besonders dann, wenn die Chromosomen beim Eintritt in die Teilung von der Kernperipherie der Mitte zu verlagert werden; auf diesem Stadium bildet das Chromatin nicht mehr Stäbchen, sondern rundliche Anhäufungen von etwas unklaren Umrissen. Die Zahl ist hier schon verhältnismäßig sicher festzustellen, sie kann nicht weit von 16 entfernt sein. Es ist kaum daran zu zweifeln, daß die stäbchenförmigen Chromosomen sich zu kompakten Gebilden zusammen gezogen haben. Äquatorialplatten folgen unmittelbar auf das beschriebene Stadium. Die achromatische Figur ist nicht ganz symmetrisch, denn das eine der hier nachweisbaren »Centriolen« (in der Terminologie von Meves), das der Cystenmitte genäherte, ist etwas weiter von der Äquatorialplatte entfernt als das distale. Eine Polstrahlung ist vorhanden, aber sie ist minimal. Die Polansicht ist bei Sublimat- und Flemmingscher Fixierung deutlich verschieden. Im ersten Fall, Fig. 5, sind die Chromosomen eng beisammen gelagert und aufgequollen und der Gestalt nach nicht näher zu erkennen, im andern Fall (Fig. 6, 7), schärfer umgrenzt, schmäler und etwas in die Länge gezogen. Offenbar ganz entsprechende Bilder hat Meves bei *Apis* gesehen und auch Granatas Abbildungen besagen ähnliches. Der Form und dem Volumen nach dürften die Chromosomen von *Osmia cornuta* zwischen denen von *Apis mellifica* und *Xylocopa violacea* stehen. Die Zahl kann schwerlich eine andere als 16 sein. — Die Tochterplatten (Fig. 8), die verhältnismäßig weit auseinanderrücken und durch ein deutliches Bündel paralleler Fasern verbunden sind, zeigen ebenfalls gut zählbar etwa 16, hier zweifellos rundliche Chromosomen. Die neue Generation der Spermatogonien ist immer deutlich kleiner als die alte, und schon diese Größenunterschiede weisen in den Präparaten auf die Nähe von Teilungsbezirken hin.

Aber auch sonst kommen Schwankungen in der Zellgröße vor, (bei gleicher Fixierung), z. B. scheinen am Rand der Hodenschläuche die

Zellen etwas kleiner zu sein. (Über somatische Zellen und Zellteilungen, die in der Nähe dieser Zone auftreten, wird weiter unten zu handeln sein.)

3. Die Wachstumsperiode.

Nach den letzten Spermatogonienteilungen lockern sich die Rosetten nach und nach auf. Der Plasmakörper der jüngsten Stadien ist im Vergleich zum Kern noch sehr klein. Ihr Chromatin ist genau wie in den Kernen der Spermatogonien vor der letzten Teilung angeordnet, nämlich als deutliche, kurze Stränge an der Kernoberfläche. Die Bilder sind so ähnlich den oben beschriebenen, daß erst sorgfältiges Zusehen den Zweifel beheben kann, ob man Zellen vor oder nach der letzten Spermatogonienteilung vor sich hat (Fig. 9).

Diese Chromatin-Anordnung kann die ganze Wachstumsperiode hindurch nachgewiesen werden. Auf allen Präparaten ist sie freilich nicht zu sehen, Sublimatmaterial mit Eisenfärbung (Fig. 14) zeigt sie bei nicht zu starker Differenzierung am deutlichsten. Hier sehen die Stränge, oder besser die »gekrümmten Stäbchen«, tief schwarz aus; bei jungen Stadien sind sie dichter beisammen, bei ältern Stadien, weil die Stäbchenlänge während der Vergrößerung des Kernes gleich zu bleiben scheint, weiter verteilt. Die Stäbchen sind später mannigfach geknickt oder gebogen, an den Enden vielfach etwas verdickt. Bei starker Differenzierung kann die chromatische Substanz fast ganz zum Verschwinden gebracht werden, so daß es nur noch punktförmig da und dort auf dem nach wie vor deutlichen Liningerüst verteilt ist. Eben darum zeigt sich unsere Chromatinanordnung nicht auf Präparaten, die dem Studium der Äquatorialplatten dienen, denn hier ist starke Differenzierung, vgl. Fig. 17, nötig. Bei Sublimatbildern mit Delafieldscher Hämatoxylinfärbung benötigt man nicht so vieler Differenzierungsstufen, man bekommt also fast stets die Stränge. Bei gelungenen, mit Pikrokarmin nachgefärbten Präparaten waren die Chromosomen dunkelblau, die Lininfäden, die ein zartes Gerüst im Kerninnern bilden, schwach rosa gefärbt (Fig. 11). Bei Fixierung mit Flemmingschem Gemisch, und zwar demselben, das Meves angibt und zum Studium der Chromosomen benutzte, und mit Herrmanschem Gemisch erwiesen sich diese Stränge als weniger homogen, sie scheinen aus aneinandergereihten Kügelchen und Körnern (Fig. 12, 13, 15) zu bestehen (Flemming mit Hämatein) oder weisen doch eine unebene, seitliche Begrenzung auf (Hermann mit Eisenhämatoxylin). Differenziert man stärker, dann werden sie bis zu einem gewissen Grade (Fig. 12) dünner und verschwinden endlich. In keinem Falle zeigt sich eine Längsteilung oder

etwas, das auf einen Längsspalt hindeutet; während Meves 1907 bei *Apis* eine deutliche Längsspaltung zeichnet.

Die gleichen Stäbchen hat offenbar Meves 1907 bei *Apis* gesehen. Das Volum ist auch hier etwas kleiner, die Lage und allgemeine Gestalt und vor allem die Zahl ist dieselbe. Bei *Vespa* liegen im ersten Teil der Wachstumsperiode bemerkenswerte Eigentümlichkeiten vor[1]) (nach Meves und Duesberg 1908), später sind ebenfalls abgegrenzte Stränge zu sehen.

Granata (1909, *Xylocopa violacea*) zeichnet ein Liningerüst und, wohl unterscheidbar davon, mannigfach gewundene Chromatinstränge. Deutlich abgesetzt sind sie freilich nicht wiedergegeben, das eine oder andre Mal ist der Verlauf scheinbar parallel. Die extracellulären Bläschen, s. u. S. 284, sind hier schon vorhanden, also sind es nicht mehr ganz frühe Stadien, wie auch die Größe besagt. Bald darauf sind die etwa 16 Stränge deutlich zu sehen. Der hierzu beigegebene gar knappe Text macht es wahrscheinlich, daß Granata diese Einzelheiten weniger untersucht und ähnliche Verhältnisse wie bei *Osmia* nicht ausgeschlossen sind (vgl. auch Buchners Rezension der Arbeit Granatas 1910, Arch. f. Zellf. V, 5, S. 483). *Camponotus herculeanus* stimmt mit *Osmia cornuta* offenbar fast ganz hierin überein, vgl. Lams, Fig. 3, 22. Die späteren Stadien von *Xylocopa* und die von *Camponotus* weisen sicher keinen Längsspalt auf.

Es wurde viel Mühe darauf verwandt, bei *Osmia* etwas ähnliches wie bei *Apis*, s. o. S. 273 f, zu finden, da dieser Längsspalt von nicht geringem Interesse gewesen wäre, aber es ließ sich nichts entdecken. Ebensowenig lagen irgendwelche Anhaltspunkte vor, an eine paarweise Gruppierung der 16 Stränge, etwa zu 8 Doppelstäben oder ähnliches denken zu dürfen. Es braucht wohl nicht bemerkt zu werden, daß in Fig. 11 der eine Teil der scheinbar paarweise gelagerten Stränge auf der vorderen (»hoch«), die andern auf der hintern Kernhalbkugel (»tief«), also weit auseinander, liegen. Die konstante Zahl 16, die konstante Größe und Form, der Vergleich mit *Apis*, *Camponotus*, *Xylocopa* und auch *Vespa*, namentlich aber auch das weiter unten zu Behandelnde lassen keinen Zweifel, daß wir es hier bei den Strängen schon mit den Chromosomen, freilich nicht in ihrer endgültigen Gestalt, zu tun haben, und daß hier bei *Osmia* die Chromosomen in ihrer Individualität während der ganzen Wachstumsperiode nachweisbar erhalten bleiben, wahrscheinlich auch, wenngleich weniger sicher zu erkennen, in der Vermehrungsperiode.

[1]) Es sind zwei Nucleolen vorhanden, um den einen ist das Chromatin dicht angehäuft, allmählich lockert es sich von ihm strangweise los; dieser eine Nucleolus nimmt dabei an Volum ab, der andre zu.

Ähnliches hat z. B. Montgomery 1899 bei *Pentatoma*, Rückert 1892 bei Oocyten von Selachiern, Stevens 1903 bei *Sagitta* nachgewiesen.

Die Wachstumsperiode zeichnet sich also bezüglich der Chromatinverhältnisse durch die denkbar größte Einfachheit aus. Von all den komplizierten Umgestaltungen, die das Chromatin in dieser Periode durchzumachen pflegt, ließ sich keine Andeutung finden, z. B. keine Synapsis, keine Längsspaltung, kein Bukettstadium und keine Chromosomenkonjugation. Hängt manches an dieser Erscheinung vielleicht mit der Herkunft der männlichen Chromosomen zusammen? (Konjugationshypothese Montgomerys.) Wie aus dem Gesagten schon hervorgeht, ist ein Nucleolus, wenigstens ein deutlicher, von Anfang an nie vorhanden.

Das Protoplasma ist bei jungen Spermatocyten durchaus gleichmäßig fein granuliert, später weitmaschig und ungleich dicht (Fig. 12). Am Ende dieser Periode liegt der Kern ziemlich in der Mitte der beträchtlich herangewachsenen Zellen. Das Volumverhältnis von Kern und Plasma hat sich im Verlauf der Wachstumsperiode gerade umgekehrt.

4. Die Reifeteilungszone.

Eine neue Teilungszone wird in dem Hodenschlauch unzweideutig durch das Auftreten von Strahlungen im Protoplasma der Keimzellen angekündigt. Am deutlichsten sind sie zu sehen bei Hermannscher Fixierung und Eisenhämatoxylinfärbung. Die beiden Polstrahlungen treten nicht zugleich auf, auch zeigen die hierfür geeigneteren Bilder mit Hermannscher Fixierung, daß wohl beide Strahlungen nicht auf der Peripherie auftreten, sondern mehr oder weniger dem Kern genähert (Fig. 26—33). Die anderwärts näher beschriebenen extracellulären Bläschen sind jetzt häufiger nachzuweisen (Fig. 26, 27, 31). Anfangs zeigt sich am Chromatin keine Veränderung. Die 16 Stränge oder geknickten Stäbchen liegen an der Peripherie des Kernes. Dann beginnen sie ihre Lage und Gestalt zu verändern und zwar fast immer zu einer Zeit, wo bei jeder Fixierungs- und Färbungsweise eine doppelte Polstrahlung mehr oder weniger deutlich zu erkennen ist. Wenn die Spindel vollständig aufgestellt ist, zeigen die Chromosomen, die sich zur Äquatorialplatte anordnen, bei all den vielen Bildern dieses Stadiums, deutlich kugelige Gestalt, und zwar zeigt selbst ein flüchtiger Blick, daß es mehr als 8 an Zahl sein müssen.

Der nähere Vorgang dieser Chromosomenumgestaltung ist von großer Wichtigkeit für die richtige Deutung des Reifungsprozesses und soll im folgenden eingehender erläutert werden. Wohl ist das genauere Studium dadurch erschwert, daß diese Vorgänge offenbar besonders rasch vor sich gehen. Dies kann man nämlich daraus erkennen, daß in ein und derselben

Cyste Zellen mit langgestreckten und Zellen mit kugeligen Chromosomen samt den überleitenden Zwischenstadien sich finden können, während sonst die Zellen derselben Cyste fast ganz genau die gleiche Phase des Teilungsvorganges zeigen. Überdies macht es bei Präparaten mit Flemmingscher und Hermannscher Fixierung einigermaßen Schwierigkeiten, alle Übergangsstadien so lückenlos zu erhalten, daß man sich eine genaue Vorstellung des Umbildungsvorganges machen kann. Viel zahlreicher findet man Bilder mit diesen Stadien bei Objekten, die mit warmem Sublimat fixiert waren. Aus ihnen kann man leichter lückenlose Übergangsreihen aufstellen.

Darum sei zum Studium gerade dieses Stadiums den Sublimatpräparaten der Vorzug gegeben. Zur Kontrolle sind auch Figuren nach Präparaten mit anderer Fixierung beigegeben. Wenn die Chromosomen schon zur Äquatorialplatte aufgestellt sind, lassen sich bei Sublimatfixierung die Einzelheiten nicht mehr näher verfolgen, weil dann die Chromosomen meist ganz aufeinander gedrängt erscheinen. Daß es sich hier sicher um Schrumpferscheinungen handelt, geht daraus hervor, daß bei Sublimatbildern die Spindel viel schmäler erscheint und die Spindelfasern stets Verzerrungen aufweisen, während die normale Gestalt, die man offenbar bei Hermannscher Fixierung erhält, wesentlich anders aussieht (s. z. B. Fig. 41).

Die Gefahr, falsch zu seriieren, ist so gut wie ausgeschlossen, weil wie erwähnt die verschiedenen Etappen oft in den Zellen ein und derselben Cyste vorhanden sind, und daraus hervorgeht, daß es sich nur um zeitlich ganz nahe beisammenliegende Stadien handeln kann. Auch die Ausbildung der achromatischen Figur gibt genaue Auskunft über das Alter der Stadien.

Nach diesen, wie ich glaube, notwendigen Vorbemerkungen sei der Vorgang der Chromosomenumwandlung ganz kurz vor der Aufstellung der Teilungsspindel an der Hand von Fig. 21—25 besprochen, die entsprechenden Zellen gehören alle zu einer Cyste, ihr Lageplan ist in Fig. 20 angegeben. Das jüngste Stadium ist offenbar das von Fig. 21. Die doppelte Polstrahlung ist auch bei der angewandten Delafieldschen Hämatoxylinfärbung schon zu erkennen, die Chromosomen haben bis auf vereinzelte Ausnahmen die langgestreckte Gestalt und liegen auch noch ziemlich peripher. Die einzelnen Stränge sind nicht mehr so regelmäßig gleich lang wie früher, daher ist auch ihre Dicke dementsprechend verschieden. Keinerlei Gruppierung der Chromosomen zu Paaren ist zu erkennen.

Auf Fig. 22 beginnt sich der Kern auf einer Seite in die Länge zu ziehen. Die Chromosomen haben nur noch zum Teil eine deutlich längliche Gestalt, schon ungefähr die Hälfte ist kürzer und gedrungener, sie liegen immer

noch peripher. Ein deutliches Chromosomenpaar scheint am unteren Kernrand aufzutreten, die 2 Chromosomen liegen jedoch im Präparat ziemlich weit voneinander entfernt und scheinen nur infolge der Projektion auf die Zeichenebene einander genähert.

In Fig. 23 sind die Chromosomen schon in das Kerninnere gerückt. Während mehrere schon ganz abgekugelt sind, weisen mindestens zwei noch deutlich die ursprünglich dünne, gestreckte Gestalt auf. Diese beiden liegen im Präparat einander zwar nicht parallel, aber doch benachbart. Auf späteren Stadien kann, wie noch zu zeigen sein wird, eine Paarung der Chromosomen sicher festgestellt werden, darum könnte man aus Bildern, wie dem vorliegenden, auf eine Tendenz zur Paarung bereits in diesen früheren Stadien schließen. Schon aus den besprochenen Bildern geht offenbar hervor, daß jedes stäbchenförmige Chromosom sich verkürzt und an Dicke zunimmt, also sich zu einer mehr kugeligen Gestalt zusammenzieht.

In Fig. 24 weist bereits keines der etwa 16 Chromosomen seine ursprüngliche Gestalt auf, sondern alle sind mehr oder weniger verkürzt. Ein Chromosom besitzt auf dieser Figur (rechts unten am Rand) vereinzelt auch in andern Zellen eine biskuitartige Gestalt. Solche Formen müssen notwendigerweise entstehen, wenn stäbchenförmige Chromosomen, die vielfach an den Enden verdickt sind, sich verkürzen. Etwaige Zweifel, ob man es dann noch mit einem einzelnen, biskuitförmigen, oder schon mit einem Chromosomenpaar zu tun hat, werden durch die Berücksichtigung der Gestalt und Zahl der übrigen Chromosomen behoben.

In Fig. 22—24 ist in der Mitte der Kernvacuole, deren Membran noch stets erhalten ist, eine unklare Anhäufung von einer ganz schwach sich färbenden Substanz zu sehen. Ganz kleine hintereinander liegende Granula, die man in der Kernmitte von Fig. 24 (auch wohl Fig. 26) sieht, könnten vielleicht den Gedanken nahelegen, es würden kleinste Chromatinteilchen von den sich umwandelnden Chromosomen abgestoßen. Die Umrisse der Chromosomen sind auch meist mehr oder weniger verschwommen.

Zu den vorgerücktesten Stadien der Cyste gehört das der Fig. 25 (oben etwas angeschnitten, der eine Spindelpol fehlt deshalb). Die kugeligen voluminösen Chromosomen liegen im allgemeinen aneinander gedrängt und zwar wie es scheint paarweise, schon annähernd in einer Ebene senkrecht zur Spindelaxe. In der Figur sieht man schräg auf diese Ebene. Die Chromosomen ordnen sich jetzt also in die Äquatorialplatte ein. Bei einer andern (hier nicht wiedergegebenen) Äquatorialplatte derselben Cyste sind die Chromosomen schon so dicht aneinander gedrängt, daß Einzelheiten nicht mehr zu erkennen sind. Die genannten durch Sublimatfixie-

rung verursachten Schrumpfungserscheinungen treten bei diesen Stadien auch schon so hervor, daß es sich nicht verlohnt, die genauere Gruppierung der Chromosomen auf Sublimatbildern zu verfolgen.

Zunächst muß aber noch die Zuverlässigkeit der jetzt besprochenen Figuren durch Vergleich mit Präparaten andrer Fixierung und Färbung festgestellt werden.

Fig. 33 (obere Zelle), Fig. 27 und 28 entstammen Präparaten mit Flemmingscher Fixierung; die Färbung ist verschieden. Über das Alter der Stadien gibt die Lage im Hodenschlauch, die unmittelbare Nähe der Äquatorialplatten, die Ausbildung der achromatischen Figur und Gestalt des Kerns hinreichende Auskunft. Die Chromosomen werden nach der Kernmitte zu verlagert, und auch hier treten mehr langgestreckte Formen neben den kurzen oval- bis kugelförmigen auf (vgl. auch S. 295).

Ähnliches ist aus den Hermannschen Fig. 26 und 30 zu ersehen (vgl. aber auch S. 279).

Sublimatbilder mit Eisenfärbung entsprechen durchaus den oben genau besprochenen, die mit Delafieldschem Hämatoxylin gefärbt waren (z. B. Fig. 18 und 19).

In Fig. 17 sind die Chromosomen voluminöser als gewöhnlich, weil das betr. Präparat schwächer differenziert wurde. Bei diesem ganzen Verlauf der Chromosomenveränderung ist, wie offenbar aus den Abbildungen hervorgeht, die Zahl und Individualität der Chromosomen erhalten geblieben. Die Umrisse der Chromosomen werden, wie erwähnt, zwar manchmal weniger deutlich und zum Teil verdecken sich auch die Chromosomen besonders dann, wenn sie in die Kernmitte rücken, und es ist darum nicht immer die Zahl 16 so direkt abzuzählen, wie vorher oder nachher, aber jedenfalls sind mindestens 12—14 in allen Fällen leicht festzustellen. (Vgl. auch S. 291.)

Bilder von Äquatorialplatten finden sich häufig, dieses Stadium scheint also lange zu dauern. Für das Studium der Chromosomen sind, wie erwähnt, hier Sublimatpräparate weniger geeignet, aber auch die mit Hermannscher Fixierung sollen, soweit Chromosomenfragen in Betracht kommen, nach Meves' Vorbild nicht berücksichtigt werden. Denn so wertvoll, ja unentbehrlich diese Fixierungsart für das Studium anderer cytologisch-morphologischer Einzelheiten ist, so pflegt sie doch die Lichtbrechungsverhältnisse eigenartig zu beeinflussen (vgl. z. B. Fig. 43, 26, 31, 40). Die Chromosomen verhalten sich zwar an sich gleich wie bei Flemmingscher Fixierung, erscheinen aber bei Eisenfärbung nicht tief schwarz, sondern braun, und zwar glasig durchsichtig, so daß sie optisch

oft wie kleine Linsen wirken. Eine Zählung ist vielfach nicht schwer, aber im allgemeinen ist Vorsicht hierbei nötig wegen der auftretenden Reflexe.

Es seien also für das unmittelbar Folgende nur Präparate beigezogen, die mit Flemmingscher Flüssigkeit, und zwar fast ausschließlich in der Modifikation fixiert sind, wie sie Meves (1907) benutzte und zum Studium speziell der Chromosomen empfahl (vgl. seine Tafel XXIV). Die Gestalt der Chromosomen ist auf diesem Stadium genau kugelig oder vereinzelt schwach oval, das Volumen zeigt nur geringe Schwankungen (s. Fig. 32 bis 39).

Bei allen Figuren läßt sich leicht ersehen, daß die Zahl immer noch beträchtlich höher ist als 8, daß also nirgends eine Pseudoreduktion stattgefunden hat. Die Polansichten von Fig. 34 und 35 weisen mit hinreichender Deutlichkeit die Zahl 16 auf. Die Chromosomen liegen ziemlich nahe beisammen und auch meist annähernd in einer Ebene, so daß eine Gruppierung, besonders wenn man auch die Seitenansichten noch in Betracht zieht (z. B. Fig. 32, 33), nicht ohne weiteres bei allen Bildern klar zutage tritt.

Oft genug ist aber, offenbar bei Bildern ganz kurz vor Beginn der Anaphase, eine paarweise Anordnung ganz klar zu erkennen. Je 2 Chromosomenkugeln erscheinen enger aneinander geschlossen, und die Längsachse solch eines Gebildes liegt dann nicht mehr genau in der Ebene der Äquatorialplatte, sondern dreht sich aus ihr heraus, bis sie parallel mit der Spindelachse, also senkrecht zur Äquatorialplatte, steht (s. z. B. Fig. 35, 36 wohl auch Fig. 34). Dieses Zusammenrücken von 2 Chromosomen zu einem deutlichen Paar, zu einer Art Dyade, findet vielleicht nicht immer genau zu gleicher Zeit statt, auf alle Fälle sind bei den früheren Stadien der Äquatorialplatten fast stets 16 Einzelkugeln zu sehen (Fig. 32, 33 auch Fig. 30, 40, 41 obere Zelle) und auf den späteren 8 deutliche Paare in typischer Lage (Fig. 36 auch Fig. 41, untere Zelle). (Meves 1907, Doncaster 1906, Lams 1908, Meves, Duesberg 1908.)

Der Verlauf der Anaphase ergibt sich klar aus Fig. 30—42, welche Stadien zeigen, die in großer Zahl zu finden waren. Nachdem die Chromosomenpaare in der Teilungsrichtung so aufgestellt sind, daß 8 Einzelchromosomen nach der einen, 8 nach der andern schauen (Fig. 36), rücken sie auseinander. Fig. 36—38, in ihrer gegenseitigen natürlichen Lage wiedergegeben — der Hodenausgang liegt rechts —, zeigen dies mit aller Klarheit.

Aus Fig. 37 läßt sich erkennen, daß an den Chromosomen keinerlei Veränderung vor sich geht, sondern daß es sich lediglich um ein Aus-

einanderrücken der Chromosomenkugeln handelt, die sich kurz vorher aneinandergelegt haben.

Durch die Anaphase werden die 16 Chromosomen in 2 Gruppen von je 8 Chromosomen getrennt, so daß in jedes Teilstück nur noch 8 Chromosomen gelangen (Fig. 38, 39, 42). Es liegt also eine Herabsetzung 1. der Chromatinmasse, 2. der Chromosomenzahl auf die Hälfte vor, also eine Reduktionsteilung. Dieser Reduktionsteilung geht, mindestens in den meisten Fällen, eine Paarung der Chromosomen voraus, so daß also hier ein Reduktionsmodus vorliegt, wie ihn KORSCHELT bei *Ophyotrocha* beschrieben hat. Manchmal, wo die Paarung weniger deutlich war, schien es freilich, als hätte man den sogenannten WEISMANNschen Reduktionstypus vor sich.

Die Zahl 8 ist in den Tochterplatten vielfach noch auf späteren Stadien der Anaphase zu erkennen (Fig. 42), vereinzelt noch nach Abschluß des Teilungsvorgangs (Fig. 45 wohl auch Fig. 44, größeres Teilstück). Die Umrisse der Chromosomen werden freilich bald undeutlich (Fig. 45) und die Gestalt unregelmäßig, wahrscheinlich wieder länglich (Fig. 44).

Zur Zeit der beginnenden Anaphase wölbt sich am einen Spindelende eine Plasmaausbuchtung vor. Die hierdurch entstehende Knospe nimmt 8 Chromosomen auf und schnürt sich nach und nach vollständig von der Mutterzelle ab, der ebenfalls 8 Chromosomen verblieben sind. Die Teilprodukte sind also hier ganz und gar ungleich wie bei *Apis*, *Bombus* und *Xylocopa*, während bei *Vespa* und *Camponotus* die Teilstücke von gleichem Volumen sind und auch sonst sich durch nichts unterscheiden lassen (MEVES 1903 und 1907, MEVES und DUESBERG 1908, MARK und COPELAND 1908, LAMS 1908). Das Verhalten der achromatischen Figur beim Teilungsvorgang ist eingehend, hauptsächlich von MEVES, beschrieben. Fast alles ließ sich auch hier nachweisen. Die zuerst auftretende Polstrahlung beherrscht zunächst den Vorgang. Gegen diesen Pol zieht sich die Kernkugel zuerst in eine Spitze aus, und auf dieser Seite zeigen sich zuerst die Kernfasern. Die Kernmembran bleibt wohl auch hier während der Anaphase noch erhalten (s. Fig. 43 und vgl. MEVES und DUESBERG 1908). Die Zwischenfasern zwischen den Tochterplatten zeigen auch gegen Ende der Abschnürung die knötchenförmigen Verdickungen. Diese Knötchen schließen sich jedoch hier nicht zu einem deutlichen, wohlfärbbaren Ring zusammen. (MEVES 1907, MEVES und DUESBERG 1908.) Die theoretische Bedeutung der Chromosomenverhältnisse bei dieser so wichtigen und so eigenartigen Kernteilung soll später behandelt werden.

Das Abschnüren einer kernhaltigen Knospe, eines »Richtungskörpers« bei der Reifung männlicher Keimzellen ist also auch bei *Osmia* nachge-

wiesen. Jedoch fand man, wie oben S. 243 erwähnt, bei der Honigbiene (hauptsächlich Meves 1903 a und b, 1907) bei der Wespe (Meves und Duesberg 1908), bei der Ameise (Meves und Lams 1908) und bei *Xylocopa* (Granata 1909), daß vor der mit Kernteilung verbundenen Reifungsteilung ein abortiver, anormaler Teilungsvorgang, das Ausstoßen eines kernlosen »ersten« Richtungskörpers vorhergeht.

Ich hatte erwartet, etwas Ähnliches bei *Osmia* zu finden, aber es ist nicht sicher, ja eher unwahrscheinlich, daß die Bildung einer kernlosen Knospe vor dem oben ausführlich beschriebenen Teilungsvorgang stattfindet.

Zur näheren Untersuchung dieser Frage sind die Präparate mit Sublimat und Flemmingscher Fixierung ungeeignet, weil sie trotz aller Vorbeugungsmittel eine Schrumpfung des Objekts zur Folge haben, und die Zellen hier gar zu sehr ineinander gedrängt werden; um so brauchbarer ist hier wieder die Hermannsche Fixierung. Man findet nun in der Reifungszone zwischen den einzelnen Keimzellen wohl mancherlei Körperchen, die beachtet werden müssen. Sie können aber nicht ohne weiteres als »kernloses, erstes Richtungskörperchen« angesehen werden. Denn das einemal erwiesen sie sich nur scheinbar als runde, den Zellen ansitzende »Knospen«, in Wirklichkeit waren es optische Querschnitte durch die Follikellappen (s. o.). Zudem saßen sie vielfach an Zellen der Wachstumsperiode mit typischen Ruhekernen. In andern Fällen waren es sicher nur angeschnittene, kernlose Fragmente vom »2. Richtungskörper«. Ferner ließ es sich auch hier zeigen, daß die »2. Richtungskörper« an der Gegend der Zellperipherie ausgestoßen wurden, wo der alte Spindelrestkörper saß, und dieser täuschte zuweilen eine kernlose Knospe vor (s. auch Meves, Fig. 59). Daher sind die Bilder, die scheinbar eine Zelle mit 2 hintereinander hängenden Richtungskörpern zeigen, anders als auf eine der erwähnten Arten zu erklären. Zudem ließ sich häufig beobachten, daß die Richtungskörper, möglicherweise infolge eigenartiger Raumverhältnisse in einer Cyste, neben andern in einem »Intercellularraum« beisammen lagen; dort fanden sich aber auch Spindelrestkörper, und dorthin erstreckten sich die erwähnten Follikellappen (s. Fig. 41). Eine sichere Deutung der Einzelheiten in solch einem Gewirr von Zellelementen war also erschwert, auf keinen Fall konnte aber unter diesen Umständen das Ausstoßen eines 1. Richtungskörpers mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Die Vorgänge am Kern deuten nicht ohne weiteres auf eine unterdrückte Teilung hin. Während bei *Apis* (Meves 1903 und 1907) eine regelrechte, vorläufige Spindel aufgestellt wird, wurde bei *Vespa* und *Camponotus* nur noch eine Halbspindel von Meves und Duesberg 1907 beschrieben. Bei *Osmia* findet vielleicht etwas hieran Anklingendes

insofern statt, als die Pol- und Kernfasern auf einer Seite zuerst auftreten (z. B. Fig. 15, 30). Bei *Xylocopa* sind diese Kernveränderungen offenbar ähnlich minimal wie bei *Osmia*. Granatas Zeichnungen sprechen sehr dafür, und sein Text schließt diese Auffassung nicht sicher aus. Im übrigen sei daran erinnert, daß schon Doncaster 1906, um hier von manchen Bedenken Mark und Copelands 1906 abzusehen, die ersten Knospen nicht überall fand und daraus schloß, sie würden nicht immer gebildet, daß er sie in der neuesten »Correction« 1909 bei *Nematus ribesii* eher vermutet als nachweist, und daß Meves' Deutung seiner Fig. 59 (1907) dem Verständnis Schwierigkeiten entgegensetzt.

Ursprünglich war ich geneigt, mehrere Bilder als Belege für das Vorkommen eines ersten kernlosen Richtungskörpers zu betrachten. Bei nochmaliger Prüfung konnte man sie zum Beweis für das Gegenteil verwenden. Der einzige Fall, der noch Zweifel übrig läßt, ist in Fig. 41 abgebildet. Das extracelluläre Bläschen auf dem einen Zellfortsatz (der unteren Zelle in der Figur) könnte am ehesten dafür sprechen, daß es sich um eine »erste« Knospe handelt. Es konnte aber auch eine etwas außergewöhnlich große Vorwölbung kurz vor der Anaphase der wirklich stattfindenden Mitose sein. Die »Knospe« ist wenigstens nicht deutlich getrennt und die Chromosomen schon zum Auseinanderrücken fertig aufgestellt. — Für die Chromosomenfrage ist das Vorkommen dieser kernlosen Knospe nicht von direkter Bedeutung.

Die kernhaltigen Knospen zeigen bald nach ihrer Ablösung Andeutungen von Degeneration, und sie sind noch einige Zeit zu sehen.

Daß die so losgetrennte kernhaltige Knospe dem ebenfalls kernhaltigen 2. Mevesschen Richtungskörper analog ist, geht aus dem Gesagten hervor. Daß weder vorher, noch nachher eine äquale Zell- und Kernteilung die, wie erwähnt, bei *Vespa* und *Camponotus* vorkommt, stattfindet, sondern daß dies die einzige Kernteilung der so deutlich abgegrenzten Reifezone darstellt, ist über allen Zweifel erhaben. Das Resultat ist überraschend: Die Osmienmännchen, deren Entstehung aus parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern biologisch so gut wie sicher erwiesen ist, aus Eiern, die offenbar wie die Drohneneier und die anderer Verwandten 2 Richtungskörper ausgestoßen haben und nach alldem die reduzierte Chromosomenzahl besitzen, reduzieren bei der Samenreife diese Zahl noch einmal. Denn so sicher die Spermatogonien etwa 16 Chromosomen von bestimmter Größe und Gestalt aufweisen, so sicher erhalten die Spermatiden nur 8 Chromosomen von der gleichen Größe und Gestalt. Und dieses wurde nicht an einem Exemplar festgestellt, sondern an einer ganzen Reihe, von den verschiedensten Fundorten stammend.

5. Einige cytologische Einzelheiten.

In den männlichen Keimzellen der Mauerbiene treten eigenartige, stark färbbare Körper auf. Es sind offenbar dieselben, die auch GRANATA kurz erwähnt und teilweise abbildet. Sie finden sich stets nur im Protoplasma und sind nicht auf allen Präparaten zu finden, aber bei den meisten, ohne Unterschied der Fixierungsart und der Färbungsmittel. Am meisten fällt auf ihre außerordentlich verschiedene Größe, Fig. 18, 32, und ihre meist genau kugelige Gestalt verbunden mit einem durchaus strukturlosen und homogenen Aussehen. Bei Hämatoxylinfärbung nach DELAFIELD zeigen sie überdies nicht die dunkelblaue Farbe des Chromatins, sondern einen auffallenden, ziemlich hellen Kobaltton. Bei dieser Färbung kann man sie am leichtesten erkennen. Bei Eisenfärbung sind sie, namentlich im Stadium ihrer größten Gestalt, noch wohl zu sehen, wenn durch starkes Differenzieren das Chromatin schon ganz entfärbt ist. Allem nach handelt es sich also nicht um ein Kunstprodukt. Sie lassen sich zurückverfolgen bis in die Partien des Hodens mit rosettenartig angeordneten Keimzellen. Den größten Durchmesser, annähernd so groß wie der des Kerns, zeigen sie in der Zone des Hodens, wo sich die Rosetten auflösen. Hernach nehmen sie an Größe ab, bis sie nur noch als kleine Punkte erscheinen, so daß man sie dann bei Eisenhämatoxylinpräparaten leicht mit Centralkörpern (Fig. 9) verwechseln könnte. Ihre Größenabnahme fällt so zusammen mit der Periode des stärksten Wachstums der Spermatocyten. Vielleicht lassen sich daraus Rückschlüsse machen auf ihre Natur. Vielfach vermißt man sie auf den Bildern mit Spermatocytenteilungen. Ihre Zahl (Fig. 18) schwankt zwischen 1 und 3, auch ihre Lage ist außerordentlich wechselnd. In den noch nicht herangewachsenen Spermatocyten liegen sie in dem länglich ausgezogenen Plasmateil, manchmal sind sie im entgegengesetzten Zellteil eingezwängt in die schmale Plasmazone zwischen Kern und Zellmembran. Später, wenn sie wie gewöhnlich punktförmig klein geworden sind, liegen sie bald ganz am Kern, bald näher an der Zellgrenze.

Daß es sich nicht um Centralkörper handelt, geht daraus hervor, daß die fraglichen Körper, z. B. Fig. 18, 32, bei aufgestellten Spindeln die verschiedensten Lagen einnehmen können. Eine Verwechslung mit den Chromosomen ist nicht leicht möglich, da man bei näherer Untersuchung (Fig. 33) findet, daß er stets außerhalb der Spindel liegt. Manchmal freilich könnte man, aber nur beim ersten Zusehen, auf den Gedanken an ein zurückbleibendes Heterochromosom kommen. Oft aber zeigen die Körper noch ihre frühere ansehnliche Größe und bei DELAFIELD-

scher Färbung ihre typische kobaltblaue Farbe, so daß eine Verwechslung unmöglich ist.

Ob bei den Spermatocytenteilungen eine gesetzmäßige Verteilung des oder der Körper stattfindet, ließ sich schon deswegen nicht feststellen, weil sie gerade bei diesen Zellstadien am wenigsten zu sehen sind. Später scheinen sie wieder an Größe oder Färbbarkeit, oder auch an beidem zuzunehmen, denn mehrfach wurden sie in den losgetrennten kernhaltigen Knospen wieder beobachtet, sehr oft auch wieder in den Spermatiden. Bei Präparaten, gefärbt mit Delafieldschem Hämatoxylin und nachgefärbt mit Pikrocarmin oder Bordeauxrot, sieht man in den Spermatiden 3 gefärbte Gebilde, verschieden groß und verschieden gefärbt, nahe beisammen liegen, den Kern mit Chromatingerüst, den blasigen Mitochondrialkörper (ähnlich wie ihn auch Granata abbildet) und den kobaltfarbigen kugeligen, vielfach ansehnlich großen Körper.

Ob es sich immer um genau denselben Körper handelt, konnte zwar nicht ganz lückenlos festgestellt werden, die färberischen Resultate und die Feststellung aller Übergänge in der Größe machen es aber wahrscheinlich. Daraus würde auch folgen, daß der Körper nicht ohne weiteres in Zusammenhang mit dem Mitochondriom gebracht werden kann. Wohl kann man an die »scheibenförmigen« Körper denken, die Duesberg bei *Vespa crabro* abbildet, z. B. (Meves und) Duesbergs Fig. 28, und deren mitochondriale Natur er dahingestellt sein läßt. Nicht ausgeschlossen erscheint mir, daß man es mit den Körpern zu tun hat, die nach Doncaster 1910 manchmal in eine der beiden Spermatiden einwandern.

Dem Körper deswegen, weil er vielleicht nicht in alle Spermatiden gelangt, geschlechtsbestimmenden Einfluß zuzuschreiben, dürfte schon nach dem Gesagten gewagt sein (s. auch u.). Später wird diese Frage noch gesondert behandelt werden müssen. Bei den Spermatocytenteilungen der Hymenopteren wurden wiederholt die extracellulären Bläschen beschrieben. Ihrer Bedeutung und ihrem näheren Ursprung nach sind sie gänzlich rätselhaft. Daß sie mit Centriolen in Verbindung stehen, ist einesteils sicher, aber es kommen vereinzelt weit mehr als 3 solcher Bläschen an einer Zelle vor. Ob ihre Lage eine gesetzmäßige Veränderung erleidet, wenn die Spermatocytenteilung herannaht, ließ sich nicht deutlich feststellen. Jedenfalls findet man sie, wenn die Spindel aufgestellt ist, nur an den Spindelpolen (oft in Zweizahl), während sie vorher auf der Peripherie zerstreut liegen (vielfach in Dreizahl; vgl. Granata 1908). Vor der Teilung sind sie gestielt. Die Stiele waren vereinzelt von der Größe eines Knospendurchmessers. Die Bläschengestalt ist nicht immer regelmäßig, die Größe recht verschieden. Bei Stadien mit eben aufgetretener

Polstrahlung sitzen sie vielfach direkt der Zellmembran auf, wobei eine Verbindung zwischen Centriol, das zu dieser Zeit nur ausnahmsweise an der Zellperipherie liegt, und den Bläschen nachgewiesen werden konnte. Bei spätern Stadien scheint diese Verbindung sich zu verkürzen, denn obschon der Spindelpol der Zellperipherie sich nähert, sitzen die Bläschen in trichterartigen Vertiefungen, gerade als ob sie gewaltsam dem Zellinnern zu gezogen worden wären (vgl. Meves, Duesberg 1908).

Bei der Umwandlung der Spermatiden in Spermatozoen scheint auch hier ein Teil des unverhältnismäßig reichlichen Protoplasmas abgestoßen zu werden. Dabei wurde von mir auch ein reichliches Auftreten ähnlicher Bläschen vereinzelt festgestellt. Es wird sich aber hier um eine andre Erscheinung handeln, denn gegen Ende der Spermatocytenteilungen sind die oben genannten Bläschen schon wieder am Verschwinden; man findet wenigstens meist nur noch solche von besonders kleiner Gestalt.

Für nähere Untersuchungen über die Natur der Spindel- und Polfasern bei Mitosen wären vielleicht die Spermatocytenteilungen von Hymenopteren ein günstiges Objekt. So deutlich wie bei *Apis mellifica* sind die Strahlungen bei *Osmia cornuta* nicht, aber bei Sublimat- oder Osmiumfixierungen und Eisenfärbung treten sie mit bemerkenswerter Schärfe hervor, so daß sie weniger als Kraftlinien, sondern wie eigentliche Organellen der Zellen erscheinen. Die optischen Durchschnitte speziell der Polfasern haben sogar Ähnlichkeit mit denen der sich ausbildenden Achsenfäden der Spermatozoen. In auffallendem Gegensatz dazu weisen die Spermatogonienteilungsbilder und die der somatischen Mitosen eine nur minimale Polstrahlung auf. Bei der Kernspindel bot sich öfters das Bild von deutlich verzweigten Fasern. Auch auf verhältnismäßig späten Stadien der Teilung scheinen die Centralspindelfasern (»Kernfasern«) die Centriolen nicht zu erreichen. Solche Körner in der Nähe der Hauptcentriolen, wie sie bei Meves und Duesberg 1908 beschrieben sind, ließen sich nicht finden, denn was ihnen hier zuweilen ähnlich sah, erwies sich als optischer Querschnitt durch ein Polstrahlenbündel.

Die Mitochondrien traten verschiedentlich deutlich hervor; sie wurden aber nicht in den Bereich der Untersuchungen einbezogen.

6. Die somatische Chromosomenzahl.

Die Apiden scheinen sich in cytologischer Hinsicht auch darin besonders auszuzeichnen, daß die Chromosomenzahl des Somas beträchtlich höher ist, als die der Keimbahn. Petrunkewitsch nimmt bei Weibchen und Männchen von *Apis mellifica* 16 als Normalzahl der Keimbahn an, in den Blastodermzellen des befruchteten Eies findet er das Vierfache

davon: 64. Er hält darum die punktförmigen Chromosomen der *Apis*-Eier für vierwertig. Meves bestätigt die hohe somatische Chromosomenzahl und zwar auch für die Drohnen. Er zeichnet und beschreibt somatische Mitosen aus den Follikelzellen des Hodens und er findet 60—70 punktförmige Chromosomen (s. Meves Fig. 5, 6). Granata kommt zu ähnlichen Ergebnissen bei *Xylocopa*. Die Chromosomen, die er zeichnet, haben wie die der Keimbahn eine offenbar der *Xylocopa* eigene, voluminösere, mehr balkenförmige Gestalt. Auf Granatas Fig. 2 lassen sich ebenfalls gegen 70 zählen. Bei *Osmia cornuta* fanden sich, zumal auf gewissen, nicht zu frühen Stadien (s. o. S. 268), die somatischen Mitosen nicht selten im Hüllepithel und in den Follikelzellen des Hodeninnern in peripherer, und zwar tangentialer Lage zu den Cystenrosetten. Centriolen und kräftige Spindelfasern sind wohl zu erkennen, die Polstrahlung ist auch hier minimal. Das Chromatin ist von auffallendem Reichtum, in den meisten Fällen freilich so kompakt, daß eine Zählung oder eine Schätzung unmöglich war. Fig. 47 (Flemming-Hämatein), leider angeschnitten, läßt soviel klar erkennen, daß auch hier wiederum die Chromosomengestalt und -größe die gleiche ist, wie in der Keimbahn. Es kann sich dann wohl nur um ein höheres Vielfaches von 16 handeln. Auch hier ist also der Parallelismus der Chromosomenverhältnisse bei *Apis*, *Xylocopa* und *Osmia* festzustellen.

IV. Ergebnisse.

Bei der Samenreifung von *Osmia cornuta* fanden wir mit Sicherheit nur eine Kernteilung, und zwar eine solche, welche eine Herabsetzung der Chromosomenzahl von 16 auf 8 verursacht, also offenbar eine Reduktionsteilung ist; die Osmienmännchen aber entwickeln sich, wie biologisch mit genügender Sicherheit nachgewiesen sein dürfte, parthenogenetisch, also offenbar mit reduzierter Chromosomenzahl. Das Resultat erscheint um so befremdender, als man nach den in der Einleitung erwähnten Untersuchungen zahlreicher Autoren bei verwandten Objekten das Gegenteil hiervon erwarten mußte.

Man wird mit Recht eine Darlegung erwarten, wie diese Befunde mit den eben erwähnten Untersuchungen, dann auch mit dem bisher über die Eireifung und Befruchtung bei Hymenopteren Bekannten, namentlich aber mit den Resultaten des biologischen Teils dieser Arbeit in Einklang zu bringen sind.

Denn wie in den orientierenden Worten der Einleitung auseinandergesetzt ist, wurde bisher von der Chromosomenzahl auf die Geschlechts-

bestimmung und umgekehrt folgendermaßen geschlossen: Die Hymenopterenmännchen unterdrücken bei der Samenreife die Reduktionsteilung, also muß ihre Chromosomenzahl schon reduziert sein; zur Erklärung liegt es am nächsten anzunehmen, daß die Chromosomenzahl des reifen Eies durch das Chromosomensortiment des sonst hinzutretenden Spermas nicht ergänzt wird, mit andern Worten, daß die Männchen sich aus unbefruchteten Eiern entwickeln. Gerade das bisher stets angenommene Ausfallen der Reduktion erschien als Beweis für die Dzierzonsche Theorie. Hier bei *Osmia*, wo nach den biologischen Untersuchungen die Dzierzonsche Theorie gilt, soll umgekehrt diese Reduktion stattfinden? Wie läßt sich das zusammenreimen?

1. Die Chromosomen bei den Spermatocytenteilungen verwandter Hymenopteren.

a) Apis mellifica.

Die Untersuchung von Meves 1907 trägt zweifellos den Stempel der Sorgfalt, und man wird sich nur schwer entschließen können, an seinen Angaben zu zweifeln. Doch ist bemerkenswert, daß Meves in seinen 3 aufeinander folgenden Arbeiten (1903 a und b, 1907) seine theoretische Anschauung nicht unwesentlich veränderte. Meves zählte nämlich 1904 zwar wohl 16 Chromosomen, daß jedoch je 16 in der wirklich stattfindenden Anaphase auseinanderrücken, sagt er nicht. Nach dem ganzen Zusammenhang hält er aber die wirklich stattfindende Kernteilung für eine Äquations-, die unterdrückte für eine Reduktionsteilung. Der Ausfall der letzteren muß nach ihm »befremden«: »Eine Erklärung dafür im Sinne der Reduktionslehre läßt sich auf Grund der beobachteten Tatsachen nicht geben.«

Kurze Zeit hernach machte, was aber in der Folge ganz unbeachtet blieb, v. Buttel-Reepen (1904) auf die Widersprüche aufmerksam zwischen den Befunden von Meves und Petrunkewitsch; er ist »geneigt anzunehmen, daß vielleicht bei den Mevesschen Befunden anormale Verhältnisse vorliegen dürften.«

Ähnlich und offenbar unabhängig davon, schließt Giglio-Tos (1906); auch er erhebt einige Bedenken bezüglich der Befunde von Meves und ihrer Deutung. Desgleichen bestehen zwischen Meves und den Autoren Mark und Copeland 1906 kleine Meinungsverschiedenheiten über die Deutung der Chromosomen und ihre Zahl.

Meves baute dann später (1907) die Ideen von Giglio-Tos über die Beziehung von Chromosomenzahl und Herkunft der Drohnen näher aus und deutet nunmehr die »befremdliche« Unterdrückung der I. Kernteilung

in der bekannten Weise: Die Normalzahl der Chromosomen in der Keimbahn der Honigbiene ist 32. Die Drohnen entstehen aus unbefruchteten, normal gereiften Eiern; ihre Chromosomenzahl 16 ist daher die reduzierte. Daraus sei zu schließen: Die eine Kernteilung wird deswegen unterdrückt, weil eine zweite Reduktion der Chromosomenzahl nicht mehr stattfinden darf. Die allein noch bleibende Kernteilung sei daher »wahrscheinlich eine Äquationsteilung.« Es besteht kein Zweifel, daß Meves glaubt, je 16 Chromosomen rücken bei der wirklichen Anaphase nach beiden Seiten. (S. z. B. seine Erwiderung auf Doncasters Vorschlag, von 8 Doppelchromosomen zu reden.) Auf seinen 139 Figuren sind aber nur ein einziges Mal (Meves, Fig. 78) 15 Chromosomen zu zählen. Aber die Spindel, an deren einem Ende diese 15 Chromosomen zu sehen sind, ist schon nicht mehr deutlich. Es handelt sich also um ein spätes, wenig geeignetes Stadium. Im andern Ende der Spindel sind auch im günstigsten Fall nur 13 Chromosomen zu zählen. Auf seiner Tafel, die er eigens dem Studium der Chromosomen widmet, sind die entscheidenden Figuren (Fig. 76 und 77) zwei Äquatorialplatten; die letztere zeigt, nicht sehr deutlich, aber einigermaßen gepaart, 16 punktförmige Chromosomen, die erstere deutlich 8 Paare von Chromosomen, von denen jedes einzelne das gleiche Volumen hat wie ein Chromosom in der ersterwähnten Figur. Alle andern Spindeln weisen eher die Zahlen 8 + 8 als 16 + 16 auf (man vergleiche seine Fig. 50 usw.). Daß die Mehrzahl seiner Figuren mit diesen Stadien angeschnitten oder nur im optischen Durchschnitt gezeichnet sind, kann wohl nicht angenommen werden. Angaben hierüber wären freilich sehr erwünscht gewesen.

Wie erwähnt habe auch ich mir Präparate vom Apishoden angefertigt, genau nach Mevesscher Vorschrift. Nachdem inzwischen Nachtsheim im Juni 1912 in seiner vorläufigen Mitteilung auch Untersuchungen über die Spermatogenese angekündigt hat, habe ich von einer eingehenderen Nachprüfung der Angaben über *Apis* abgesehen. Meine bisherigen Beobachtungen lassen aber nur die Deutung zu, daß in der Anaphase nur 8 Chromosomen in jeder Tochterplatte vorhanden sind.

Sehr nachdenklich müssen uns jedoch die Angaben Doncasters machen. Dieser bestätigte die Unterdrückung der ersten Teilung im allgemeinen, gab aber an, daß die zweite eine Reduktion der Chromosomenzahl von 16 auf 8 herbeiführe. Später, 1907, nimmt er diese Behauptung allerdings zurück, indem er seine Figuren anders deutet. Die Hilfserklärung, die er dazu benötigt, und auf die ich hier nicht näher eingehen will, ist aber nach allen Beobachtungen unmöglich (s. auch u. S. 295). Der Grund, warum er widerruft, ist auch hinfällig, denn die Angaben von Petrun-

KEWITSCH, die ihm falsch erscheinen, und die er nicht (durch Annahme der Zahl 8 in den Spermatiden) stützen will, haben sich, wie NACHTSHEIM 1912 zeigte, gerade als richtig erwiesen. Recht bemerkenswert ist, daß die entscheidende Fig. 2 von DONCASTER 1906 a genau mit der entscheidenden Fig. 76 von MEVES 1907 übereinstimmt. DONCASTER 1906 a schließt aus ihr auf eine Reduktionsteilung, MEVES 1907 benutzt sie in seiner Beweisführung zugunsten der Äquationsteilung.

Daß MARK und COPELAND 1906 Bedenken hatten gegenüber der MEVESschen Art, die Chromosomen zu zählen, ist erwähnt. Ihre Figuren besagen über die Chromosomenzahl wenig, sprechen aber auf keinen Fall für die Zahlen 16 in jeder Spermatide (z. B. ihre Fig. 9, 11).

b) Vespa.

MARK und COPELAND 1907 beschäftigen sich bei *Vespa maculata* L. nicht genauer mit der Chromatingeschichte. Über die Chromosomenzahl bemerken sie denn auch lediglich: »We have not as yet succeeded in determining the exact number of the chromosomes but believe that it is not less than sixteen.« Aus ihren Figuren ist höchstens zu ersehen, daß bei *Vespa* kurz vor und nach der Teilung die Chromosomengestalt die gleiche ist wie bei *Osmia*, im übrigen ist aus ihnen wenig Aufklärung zu holen, sicher aber beweisen sie nichts für das Vorhandensein einer Äquationsteilung.

Für *Vespa crabro* L. kommen MEVES und DUESBERG wie bei *Apis* zu dem Ergebnis: »Durch die Unterdrückung der Kernteilung bei der ersten Spermatocytenteilung wird verhindert, daß eine nochmalige Reduktion der Chromosomenmasse stattfindet. Ebenso unterbleibt eine nochmalige Reduktion der Chromosomenzahl; indem in den Spermatocyten wieder dieselbe Anzahl von Chromosomen auftritt wie in den Spermatogonien.« »Ganz die gleichen Verhältnisse« finden sie auch für die Ameisen (*Camponotus herculeanus*). Sie schließen auf arrhenotoke Parthenogenese bei Wespen und Ameisen. Über die Zahl der Chromosomen haben sie bei *Vespa crabro* »Sicheres nicht feststellen können; jedenfalls ist sie höher als in den Spermatocyten der Honigbiene, wo sie 16 beträgt.« Unter den Figuren ist keine Polansicht von Äquatorialplatten. Die Tochtergruppen sprechen auf jeden Fall nicht für eine größere Zahl als 16, vielmehr Fig. 34 und 35, von DUESBERG gezeichnet, eher für eine Zahl nahe an 8.

c) Camponotus herculeanus.

An der Hand von MEVESschen Präparaten wurden die Spermatocytenteilungen von *Camponotus herculeanus* von LAMS des näheren untersucht. Die von ihm (Fig. 3, 23) abgebildeten Chromatinstränge des »Spirem«-

stadiums, wie er sich ausdrückt, zeigen keine Längsteilung und sind ziemlich deutlich abgegrenzt. Auf späteren Stadien findet eine Kondensierung des Chromatins an bestimmten Stellen statt. »Les chromosomes apparaissent sous la forme de petits grumeaux arrondis, intensément colorables; chacun d'eux est divisé en deux amas chromatiques secondaires qui restent le plus souvent accolés et sont disséminés dans toute l'aire nucléaire (fig. 4 et 24)«. Über Chromosomenzahlen finden sich keine Angaben, ebensowenig darüber, ob die 2. Teilung wirklich eine Äquationsteilung ist. Aus den Präparaten hätte man aber, nach den Abbildungen zu schließen, doch wohl einiges hierüber ermitteln können. Die endgültige Gestalt der Chromosomen ist klar, sie sind nämlich kugelförmig von relativ ansehnlicher Größe; bei den 2 »Äquatorialplatten« (Lams, Fig. 25 und 26) sind ziemlich gut 16 zu zählen. Fig. 25 hat freilich so deutliche Spindelfasern nach beiden Seiten, daß man sie eher für das Bild einer beginnenden Anaphase halten möchte, wobei dann in jeder Tochterplatte nur 8 Chromosomen zu zählen wären. Auf die gleichen Zahlen weisen offenbar seine Fig. 13 ff. Daß man aber nicht etwa 8 für die männliche Chromosomenzahl halten darf, das besagt deutlich genug schon Lams' Fig. 26. Seine Fig. 23 ist allem nach anders zu erklären; es handelt sich meines Erachtens nicht um je ein gespaltenes Einzelchromosom, sondern um zwei sich schon aneinander legende Einzelchromosomen, denn eine solche paarweise Gruppierung kommt vor (Fig. 12), und in Fig. 23 sind nicht etwa 16 gespaltene vorhanden, wie man nach Lams' Deutung annehmen müßte, sondern etwa 8 zu zählen.

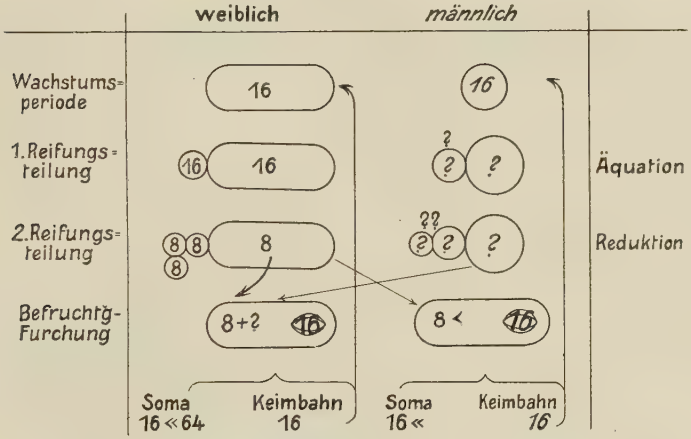
d) Xylocopa violacea.

Granata (1909) konnte, wie er ausdrücklich zugesteht, bei seinem knappen Material die hier in Frage stehende Kernteilung nicht näher studieren. Er gibt keine Polansicht von einer Äquatorialplatte; die Seitenansicht entnimmt er Sublimatpräparaten, die sich, wie wir gesehen haben, gerade für dieses Stadium weniger eignen. Er behauptet, aber ohne einen Beweis zu liefern, es finde eine Längsteilung, also eine typische Äquationsteilung statt. Dieser Schluß ist fast unmöglich gemacht durch seine Fig. 35, denn eine Tochterplatte enthält dort schwerlich 16 Chromosomen. Die Zahl 16 gibt er nie in der Beschreibung an, sondern fügt sie nur in der kurzen Zusammenfassung am Schlusse in Parenthese bei. Seine Schlüsse lauten wie die von Meves, Duesberg usw. Die Reduktion bei der Samenreifung ist unterdrückt, also hat das *Xylocopa*-Männchen die reduzierte Chromosomenzahl. Dies letztere ist so zu erklären, daß die Männchen aus normal gereiften, aber unbefruchteten Eiern entstanden sind.

2. Eireifung und Befruchtung bei Osmia.

Die ganze Chromosomengeschichte von *Osmia cornuta* ist durch meine Untersuchungen leider noch nicht ganz aufgeklärt, denn Eireifung sowohl wie Befruchtung und Beginn der Furchung sind hier bei *Osmia* wie bei den andern solitären Bienen cytologisch noch unerforscht. Ihre Untersuchung wird auf erhebliche, wenn auch nicht unüberwindliche Schwierigkeiten stoßen. Manches vom Folgenden kann also nur vermutungsweise ausgesprochen werden. Jedoch dürften nach den früher angeführten biologischen Resultaten kaum ernstliche Bedenken bestehen, die

Textfig. E.



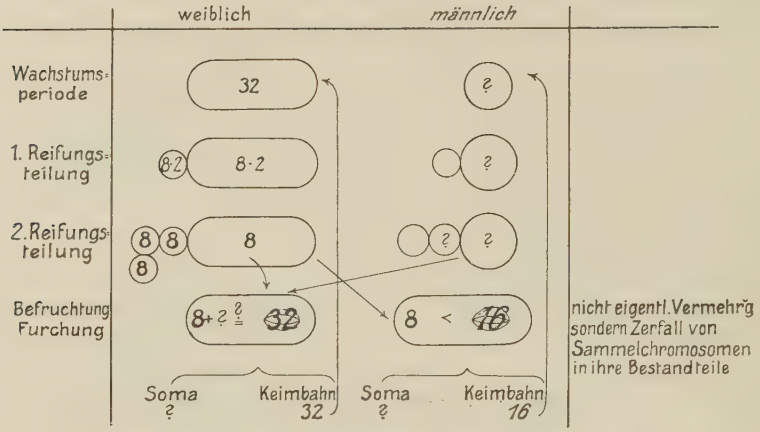
Apis mellifica. Chromosomenverhältnisse nach Petrunkewitsch (1901, 1902).

gleichen Verhältnisse wie bei *Apis mellifica* vorauszusetzen, zumal da diese Verhältnisse — es handelt sich vor allem um das Ausstoßen von 2 Richtungskörpern bei parthenogenetischen Eiern — nicht nur bei den Akuleaten nachgewiesen wurden (z. B. Silvestri 1906). Bei *Apis mellifica* aber ist man in der glücklichen Lage, zwei Untersuchungen zu besitzen, die von Petrunkewitsch 1901 und Nachtsheim 1912. Fanden auch Petrunkewitschs Angaben über die Entstehung der männlichen Keimzellen aus dem sogenannten Richtungskopulationskern nicht ihre Bestätigung, so zeigte es sich doch, daß alle näher beschriebenen Chromosomenverhältnisse, so merkwürdig sie auf den ersten Blick erschienen, vollständig richtig beobachtet waren.

Petrunkewitsch glaubt, daß im Keimbläschen des (ungereiften) Eies 16 (höchst wahrscheinlich quadrivalente) Chromosomen vorhanden sind. Die erste Richtungsteilung ist nach ihm eine Äquations-, die zweite eine

Reduktionsteilung. Es liegen zum Schluß im reifen Ei 4 Gruppen von je 8 Chromosomen, der weibliche Vorkern, der 2. »Richtungskörper« und die 2 Teilstücke des ersten. (Die Richtungskörper werden nicht abgeschnürt.) Dieser Vorgang ist gleich bei allen Eiern, mögen sie befruchtet werden oder nicht. In das Keimbläschen gehen also auf alle Fälle 8 Chromosomen ein. Wenn das Drohnenei sich zu furchen beginnt, dann treten in der 1. Furchungsspindel 16 Chromosomen auf, ohne daß ein männliches Chromosomensortiment hinzugekommen ist. »Die Herstellung der Chromosomenzahl im weiblichen Pronucleus der Drohneneier geschieht vermutlich durch Längsspaltung der Chromosomen mit einem Ausbleiben der

Textfig. F.



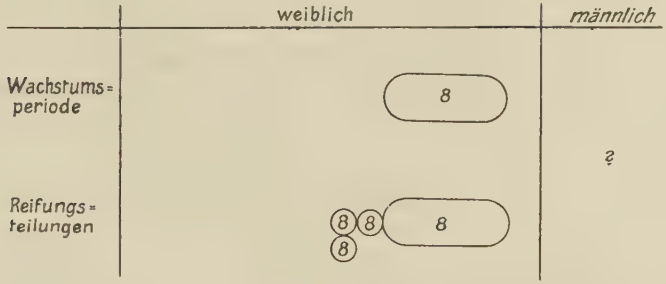
Apis mellifica. Chromosomenverhältnisse nach Nachtsheim (1912).

entsprechenden Teilung in 2 Tochterkerne«. Diese »theoretisch vorauszusetzende Verdopplung der Chromosomenzahl« hat Petrunkewitsch in seiner Fig. 16 abgebildet, »soweit es eben möglich war«. Im befruchteten Ei findet »durch die Kopulation die Verdopplung der Chromosomenzahl statt, wie eine größere Zahl von Bildern, in welchen die bereits verschmolzenen Kerne die Zahl von 16 Chromosomen zeigen, beweisen.« Eine weitere Beschreibung des Kopulationsvorgangs im Bienenei »hält er nicht für nötig, da dieser Prozeß hier nichts besonders Eigentümliches darbietet und gerade von statten geht, wie bei allen andern bis jetzt beschriebenen Insekteneiern.«

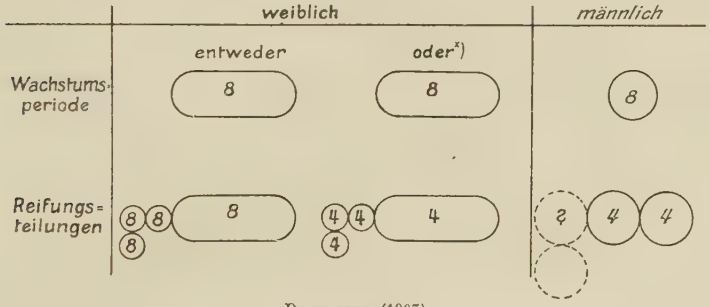
Nachtsheim 1912 bestätigt, hauptsächlich durch die Widersprüche zwischen Meves und Petrunkewitsch zur Nachuntersuchung angeregt, die Gleichheit des Eireifungsvorgangs bei »männlichen« und »weiblichen« Eiern, sowie auch die Verdopplung der Chromosomenzahl im unbefruch-

teten Ei nach der zweiten Reifungsteilung und vor der ersten Furchungsteilung. Doch sind seine Ergebnisse in andern Punkten verschieden und

Textfig. G.

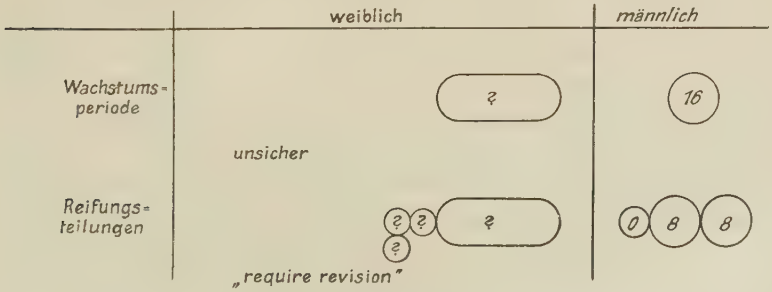


Nematus ribesii. Doncaster (1906). Bei *Nematus* entwickeln sich aus unbefruchteten Eiern Männchen (bei andern Blattwespen z. B. *Poecilosoma luteolum* Weibchen).



Doncaster (1907).

[1]) Wahrscheinlich allein befruchtungsfähig, aber auch ohne Befruchtung entwicklungsfähig. Das Soma zählt mehr Chromosomen als die Keimbahn.



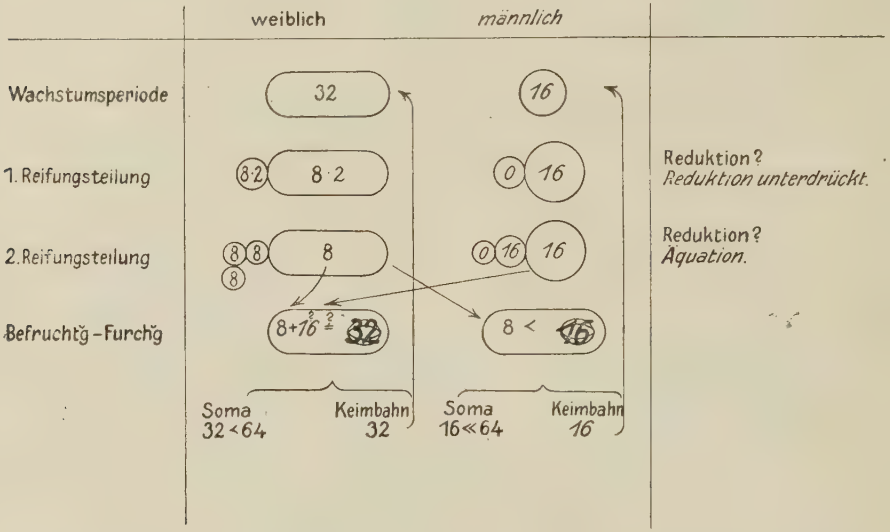
Doncaster (1909),

nähern sich denen von Meves. In der Furchungsspindel des sich entwickelnden befruchteten Eies findet er im Gegensatz zur Annahme Petrunkewitschs und in Übereinstimmung mit einer Vermutung von Meves nicht etwa 16, sondern 32 Chromosomen, und er schließt offenbar

mit Recht, daß man in den 32 Chromosomen der Furchungsspindeln der Arbeiterinnen und Königinnen die Normalzahl vor sich habe.

Die Widersprüche von Meves und Petrunkewitsch will Nachtsheim mit der Annahme lösen, daß die in den ersten Furchungsspindeln festzustellende Vermehrung der Chromosomenzahl auf einem Zerfall von »Sammelchromosomen« in ihre »einwertigen« Bestandteile beruht. Zur Stütze dieser Erklärung beruft er sich auf die Doncasterschen Mitteilungen über die Samenreife von *Apis* 1906 und 1907, die ihm eine auch bei der

Textfig. H.



Apis mellifica. Chromosomencyklus (?) nach Petrunkewitsch, Nachtsheim-Meves.

Spermatogenese stattfindende »Bindung von Chromosomen« wahrscheinlich erscheinen lassen.

Aus verschiedenen Gründen sei noch das Resultat angefügt, welches Doncaster bei *Nematus ribesii* gefunden und in zwei nachfolgenden Veröffentlichungen korrigiert und erweitert hat: (s. Textfig. G. S. 293).

Er schließt in seiner letzten »Correction«: »Das Verhalten der Chromosomen bei *Nematus ribesii* ist so schwer zu verfolgen, daß möglicherweise die wahre Erklärung (true interpretation) erst gefunden wird, wenn man eine nahverwandte Art findet, bei der sie (die Chromosomen) klarer zu unterscheiden sind.«

Als letztes Resultat hätte demnach Doncaster festgestellt: Wie bei *Osmia cornuta* findet bei der Samenreifung von *Nematus ribesii* nur eine Mitose statt und diese bewirkt eine Herabsetzung der Zahl 16 auf 8.

Wenn man in das obige Schema mit Petrunkewitsch-Nachtsheims Ergebnissen die Mevesschen einträgt, dann dürfte das noch Unharmonische daran deutlich zutage treten (s. Textfig. H S. 294).

3. Das Reduktionsproblem.

Bevor ich die im vorstehenden ausgeführten Ergebnisse über die Ei- und Samenreife bei der Honigbiene mit meinen Resultaten an *Osmia* vergleiche, soll zunächst noch die wichtige Frage erörtert werden: Ist die beschriebene Herabsetzung der Chromosomenzahl von 16 auf 8 in der Spermatocytenteilung bei *Osmia* eine wirkliche Reduktion?

Zunächst sei noch hervorgehoben, daß zwar die Chromatinverhältnisse bei Hymenopteren kompliziert sind, und die Chromosomen in verschiedener Weise schon gedeutet wurden, daß man aber nicht in Dehornes (1910) gekünstelter Art, die Chromosomen zu zählen, einen rettenden Ausweg suchen darf, denn die cytologisch-morphologische Grundlage der

Textfig. J.

Dehorneschen Theorie wurde durch Muckermann (1912) als unhaltbar nachgewiesen.

Nach den Befunden scheint eine Äquationsteilung ausgeschlossen, denn die 16 stäbchenförmigen Chromosomen ziehen sich, und zwar jedes für sich, zu kugeligen Gebilden zusammen, und bei *Osmia* scheint mir deswegen die Gefahr einer Verwechslung von Äquations- und Reduktionsteilung recht gering zu sein.

Die einzige Möglichkeit, die Annahme einer Äquationsteilung zu retten, wäre die: Die Stränge ziehen sich zu biskuitförmigen Chromosomen zusammen. Je zwei solcher legen sich parallel zusammen, und während die geknöpften Enden verschmelzen, wird das dünne Mittelstück eines jeden Biskuits durchschnürt (s. Textfig. J).

Eine biskuitförmige Gestalt wird sich notwendig manchmal finden müssen, wenn Schleifen, die bisweilen an den Enden verdickt sind, sich verkürzen. Aber weder ein regelmäßiges Durchschnüren der Stränge, noch weniger das zeitweilige Auftreten etwa von 32 Kugeln (= die Enden der 16 biskuitförmigen Chromosomen) ist im entferntesten zu beobachten. Im Gegenteil zeigen manche der Flemming- und Hermann-Bilder die

zusammengezogenen knotenförmig verdickten Chromosomen hintereinander gereiht, nach Art einer Perlenschnur. Das könnte fast die Vermutung nahelegen, daß die 16 schleifenförmigen Chromosomen hintereinander zu einer Art Spirem zusammengeschlossen, sich zu Knoten zusammenziehen, bevor das »Spirem« in seine 16 Teilstücke zerfallen ist. Auf alle Fälle sprechen solche Bilder ganz und gar dagegen, daß die 16 Stäbchen sich immer zuerst parallel nebeneinander legen und sich dann erst in der genannten komplizierten Weise zu Doppelkugeln zusammenziehen. Tatsächlich findet man aber die zusammengezogenen Chromosomen meist lange Zeit für sich allein in der Kugelform, ehe sie sich zu der beschriebenen Art von Dyaden zusammenlegen.

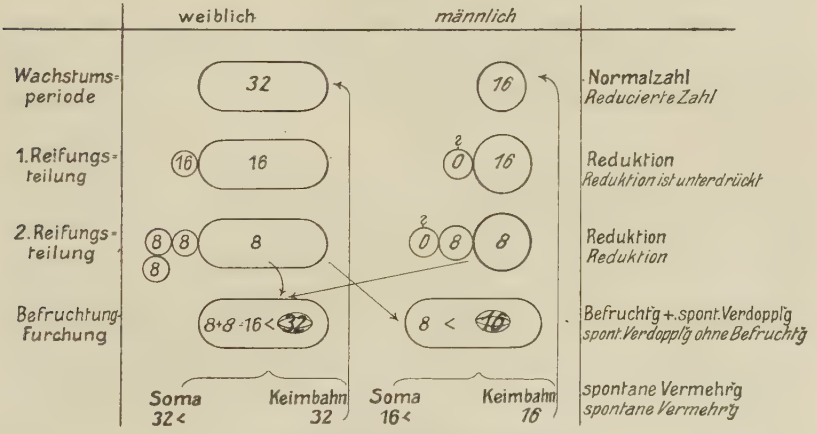
Wenn wir es aber bei *Osmia cornuta* mit einer wahren Reduktionsteilung zu tun haben, dann erscheint es fraglich, ob man im Sinne Nachtsheims eine Bindung von Chromosomen annehmen und in dieser Weise die Widersprüche zwischen Meves und Petrunkewitsch lösen darf. Diese Annahme einer »Bindung« fände zwar in dem von Meves bei *Apis* angegebenen Längsspalt, den auch ich bei vereinzelten Stadien von *Apis mellifica* glaube beobachtet zu haben, der stäbchenförmigen Chromosomen eine Stütze, würde aber, abgesehen davon, daß die Chromosomenverhältnisse der Wachstumszone (wahrscheinlich auch Spermatogonienzone) und der Spermatocytenteilung bei *Osmia* widersprechen, die Schwierigkeiten nur teilweise beheben. Nachtsheim nennt die 16 Chromosomen der männlichen und die 32 Chromosomen der weiblichen Furchungsspindeln »einwertig«, indem er annimmt, daß sicher die 8 Chromosomen, die in den weiblichen Vorkern eintreten, Doppelchromosomen sind. Die Vermehrung z. B. von 8 auf 16 festzustellen in der Furchungsspindel des Drohneneies, ist nach ihm dann die Lösung dieser Bindung. Es darf aber nicht übersehen werden, daß jeweils im Soma diese 16 Chromosomen des Männchens in 64 (Meves 1907, Granata 1909) und die 32 Chromosomen des Weibchens höchstwahrscheinlich auch in 64 Chromosomen (Petrunkewitsch 1902, Fig. 17) übergehen, also sich noch einmal vermehren. Wenn man alle Vermehrung der Chromosomenzahl prinzipiell durch Bindung und Trennung von Einzelchromosomen erklären wollte, so müßte man voraussetzen, daß die von Nachtsheim »einwertig« genannten 16 Chromosomen des Männchens und 32 Chromosomen des Weibchens mehrwertig sind.

Denn der Zerfall der 16 Chromosomen des Männchens bzw. der 32 Chromosomen des Weibchens in 64 Chromosomen würde voraussetzen, daß alle kugelförmigen Chromosomen 8-wertig sind, also aus 8 Chromatineinheiten bestehen, die miteinander verbunden auftreten. Keinerlei Beobachtung aber spricht bei *Osmia cornuta* hierfür. Überdies wären die

endgültigen Chromosomen des Somas beim Männchen und Weibchen verschieden aufgebaut. Denn die 16 achtwertigen Chromosomen des Weibchens werden zunächst in der Keimbahn in 32 vierwertige, hernach im Soma offenbar in 64 zweiwertige zerlegt, die achtwertigen Chromosomen des Männchens hingegen zunächst in der Keimbahn in 16 vierwertige, hernach in 64 einwertige.

Daher werden die Verhältnisse bei *Osmia* eher die andre Deutung nahelegen, daß nämlich hier eine »spontane« Vermehrung der Chromosomen vorliegt, eine Annahme, die durch mannigfache Beobachtungen bei Hymenopteren (Henking 1892, Schleip 1908, Doncaster 1910a) gestützt wird.

Textfig. K.



Osmia cornuta. Chromosomencyklus.

Ich möchte also eher annehmen, daß die 8 Chromosomen des Männchens und die 16 Chromosomen des Weibchens, die in die Furchungskerne eintreten, sich aus nicht näher bekannten Ursachen vermehren, bis in der weiblichen Keimbahn 32, in der männlichen 16 und im Soma bei beiden eine höhere Zahl, wahrscheinlich 64 Chromosomen vorhanden sind.

Daß ausnahmsweise einmal eine Verdopplung, eventuell auch eine Andeutung davon verfrüht sich vorfinden kann, soll nicht geleugnet sein; vielleicht ist auch der von Meves beschriebene Längsspalt, s. o. S. 274 u. 296, so zu deuten.

Daß ein gewisses unkontrollierbares Schwanken der Chromosomenzahl zwischen den verschiedenen Vielfachen einer bestimmten Grundzahl bei Hymenopteren (z. B. Ameisen, vielleicht auch Blattwespen) vorkommt, eine Frage, die für sich einer näheren Untersuchung wert wäre, scheint in manchen Fällen eher für eine spontane Vermehrung zu sprechen.

Man kann die Chromosomengeschichte für *Osmia cornuta* folgendermaßen zusammenfassen (s. Textfig. K):

Die Spermatogonien enthalten 16 einwertige Chromosomen. Es findet nur eine Kernteilung bei der Samenreifung statt, und diese eine ist eine Reduktionsteilung. Demgemäß erhalten die Spermatiden 8 einwertige Chromosomen. Da bei der Eireifung nach Analogie mit *Apis* die Chromosomenzahl 32 durch 2 Teilungen auf 8 herabgesetzt wird, so vereinigen sich bei der Befruchtung 8 männliche und 8 weibliche Chromosomen. Ei und Sperma liefern also die gleiche Zahl der Chromosomen. Wenn das befruchtete Ei sich furcht, haben sich diese 16 Chromosomen zu 32 vermehrt. 32 ist die Normalzahl der Keimbahn der aus befruchteten Eiern hervorgehenden Weibchen.

Im unbefruchteten Ei, das 8 weibliche einwertige Chromosomen enthält, findet auch vor der Furchung die Verdopplung statt, so daß 16 die Normalzahl der aus unbefruchteten Eiern sich entwickelnden Männchen ist.

In beiden Fällen findet dann in den Somazellen, aber nur in diesen, noch einmal eine Vermehrung der Chromosomen statt. Diese spielt im Chromosomencyklus der Art keine Rolle mehr, da die Somazellen stets ausgeschaltet werden. Während sonst die Chromosomenzahl nur durch die Befruchtung verdoppelt wird, tritt hier beim Weibchen eine Erhöhung der Zahl erstens durch Befruchtung, zweitens durch Vermehrung ein; beim Männchen eine Erhöhung der Zahl durch Vermehrung allein.

Als Regulativ für die einfache Erhöhung der Chromosomenzahl beim Männchen findet (obgleich die Befruchtung ausfällt) eine einfache Reduktion bei der Samenreife statt; als Regulativ für die zweimalige Erhöhung der Chromosomenzahl beim Weibchen (Befruchtung + spontane Vermehrung) ist eine zweimalige Reduktion bei der Eireifung nötig.

Die einmalige Reduktion bei der Samenreife wurde oben beschrieben. Die zweimalige Reduktion bei der Eireifung ist eine Hypothese, die aber mit den bis jetzt gegebenen Bildern der Reifungsteilungen bei *Apis*[1]) wohl verträglich ist. Aus dem oben beigefügten Schema geht klar hervor, daß in der Vorgeschichte des Chromatins der männlichen wie der weiblichen Keimzellen jener Parallelismus gewahrt wird, den man nach den bisherigen Angaben vermissen mußte. Wenn man eine doppelte Reduktion bei der Eireifung annimmt, dann ist die Unterdrückung der einen Teilung bei der Samenreifung wohl verständlich, denn wenn der Reduk-

[1]) Auch mit denen von *Lasius* (Henking 1892).

tionsvorgang gleich wäre wie beim Ei, müßte die Chromosomenzahl allmählich abnehmen.

Die Dzierzonsche Geschlechtsbestimmung drückt sich dann auch bei Annahme der oben entwickelten Hypothese in dem Verhalten des Chromatins aus, und man kann beinahe genau wie bisher bei *Apis*, *Vespa*, *Bombus* usw. umgekehrt von der Unterdrückung der ersten Kernteilung auf die Gültigkeit der Dzierzonschen Theorie schließen. Wie die spontane Chromosomenvermehrung im einzelnen (die Verteilung des Chromatins, der Vererbungssubstanz usw.) vor sich geht, das entzieht sich unserer genaueren Kenntnis. Man kann sich aber vorstellen, daß die »männliche Normalzahl« 16, hervorgegangen aus den 8 Chromosomen des weiblichen Vorkerns, aus zwei sogenannten Chromosomensortimenten besteht. Ähnlich könnte man die 32 Chromosomen der weiblichen Keimbahn, hervorgegangen aus 8 weiblichen und 8 männlichen Chromosomen, die je wieder verdoppelt werden, sich zusammengesetzt denken aus 4 Chromosomensortimenten. Dann wären von den 32 Chromosomen beim Weibchen je 4 homolog, von den 16 Chromosomen beim Männchen je 2 homolog. Wie die 16 bzw. 32 Chromosomen bei den angegebenen Reduktionsteilungen verteilt werden, läßt sich schwerlich feststellen (vgl. auch unten), wohl aber ist es möglich, daß hierbei die erwähnten etwaigen Chromosomensortimente wieder isoliert werden.

Meine ganze Erklärung steht nun aber, wie es scheint, in Widerspruch mit Schleips Ergebnissen über die Eireifung von *Formica sanguinea* (1908). Dort findet man in der Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel 24 Chromosomen. Die Zahl bleibt bei beiden Reifungsteilungen erhalten, so daß in den weiblichen Vorkern wieder 24 Chromosomen kommen. Die gleiche Zahl 24 besteht auch in den Furchungsspindeln des unbefruchtet sich entwickelnden Eies weiter. Im befruchteten Ei fand Schleip mit einiger Wahrscheinlichkeit die doppelte Zahl.

Die Deutung wäre dann die: In den aus befruchteten Eiern hervorgehenden Ameisen ist 48 die Normalzahl. In den Ovocyten erster Ordnung findet durch Syndese eine Pseudoreduktion und in einer der beiden Teilungen eine wirkliche Reduktion auf 24 Einzelchromosomen statt. Die Männchen würden sich aus unbefruchteten Eiern nur mit 24 Chromosomen entwickeln. In ihrer Spermatogenese wäre ganz in Übereinstimmung mit der Mevesschen Anschauung die 24 Chromosomen unvermindert erhalten. Bei *Formica sanguinea* hätten wir also nach Schleip in der weiblichen Keimbahn eine Reduktion, in der männlichen keine Reduktion.

Indes ist hier folgendes in Betracht zu ziehen.

1. Die Ergebnisse der Eireifung von *Formica* (Schleip) können nicht ohne weiteres mit den Ergebnissen der Samenreife bei *Camponotus herculeanus* (Lams) verglichen werden, weil beide Gattungen offenbar ganz verschiedene Chromosomenzahlen besitzen. Es legen aber die Feststellungen von Henking, Lams und Schleip miteinander verglichen die Vermutung nahe, daß auch noch ein anderer Unterschied besteht, daß vielleicht bei einem Teil der Ameisen vor der Eireifung eine Verdoppelung der Chromosomen stattfindet (*Camponotus*, *Lasius*), bei einem andern Teil nicht (*Formica*). Dann würde man wohl begreifen, daß im einen Falle (*Camponotus*) in der Spermatogenese eine Reduktion stattfindet, im andern Falle (*Formica*) aber nicht. Eine Untersuchung der Eireifung von *Camponotus herculeanus* wäre darum wohl lohnend.

2. Auch bei *Formica* finden sich nach Schleip in mehreren Fällen abweichende Chromosomenzahlen, d. h. eine Grundzahl in den verschiedenen Vielfachen.

3. Die Chromosomenformen sind in manchen Fällen voneinander recht verschieden.

4. Die biologischen Verhältnisse bei den Ameisen sind noch nicht ganz klar gestellt; abgesehen davon, daß es hier mehrere Kasten gibt, von denen wahrscheinlich zwei befruchtet werden können, und darum die Untersuchung der Geschlechtsbestimmung erschwert ist, wurden verschiedentlich sichere Ausnahmen von dem Dzierzonschen Geschlechtsbestimmungstypus beschrieben.

4. Chromatinhypothesen der Geschlechtsbestimmung.

In dem einleitenden biologischen Teil wurde die Gültigkeit der Dzierzonschen Theorie auch für die solitären Bienen (indirekt) nachgewiesen. Denn wie bei *Apis* entwickeln sich auch hier Eier, die befruchtet werden, zu Weibchen, Eier, in die ein Sperma nicht eindringt, dagegen zu Männchen. Bei sehr vielen andern Insekten wird aber bekanntlich das Geschlecht durch die Verschiedenheit der Spermien bestimmt.

Man könnte allerdings darauf hinweisen, daß es auch bei *Apis*, *Xylocopa*, *Bombus* und *Osmia* zur Bildung verschiedener Samenzellen kommt, aber diese Verschiedenheit hat keine geschlechtsbestimmende Wirkung.

Denn die kleinere Spermatide, die Hertwig (1912) als männchenbestimmend angesehen hat, entwickelt sich bei den genannten Hymenopteren, mindestens normalerweise, nicht zum Spermium, kommt also nicht zur Verwendung, und trotzdem treten die Männchen stets in ansehnlicher Zahl

auf, bis über 50% bei den solitären Apiden. In andern Fällen (*Vespa*, *Camponotus*) ist die ganz entsprechende Spermatide von der andern der Größe nach nicht verschieden und degeneriert offenbar nicht, sie bestimmt aber wie die Schwesterzelle offenbar ein Weibchen, da auch bei *Vespa* und *Camponotus* normalerweise die Dzierzonsche Theorie gilt. Trotzdem also hier zwei geschlechtlich verschieden präformierte Spermien nicht vorkommen, kann man doch versuchen, sich eine Vorstellung darüber zu machen, in welcher Beziehung die Dzierzonsche Geschlechtsbestimmungsweise zur Geschlechtsbestimmung durch zwei Spermienarten steht.

Man könnte sich zunächst vorstellen, daß der größere oder geringere Chromatinreichtum, also ein quantitativer Unterschied des gesamten Chromatins der Spermien geschlechtsbestimmend ist: Nach von Baehr 1909 erhielt bei *Apis* die eine der beiden Spermatiden allmählich immer weniger Chromatin, so daß also außer den normalen Spermien auch oligopyrene und schließlich apyrene Spermien entstanden. Die chromatinarmen Spermien waren männchenbestimmend. Da sie nun im apyrenen Stadium dem Ei überhaupt kein Chromatin mehr zuführten, ist es begreiflich, daß sie allmählich gar nicht mehr gebildet wurden. Es blieb also nur die eine, mit dem vollen Chromatinbestand ausgestattete, und darum weibchenbestimmende Spermiumart übrig. Von der Erzeugung der Männchen durch oligopyrene Spermien bis zur arrhenotoken Parthenogenese war nur ein Schritt, denn schon die Befruchtung mit apyrenen Spermien ist eigentlich keine Befruchtung mehr. Als Rest der Bildung chromatinarmer, männchenbestimmender Spermien kann man wohl die »erste« kernlose Mevessche Knospe ansehen (nicht die zweite kernhaltige s. o.). Eine ähnliche Auffassung vertreten R. Hertwig 1912 und H. Nachtsheim 1912. Besonders nach letzterem entscheidet die Zahl der Chromosomensortimente über das Geschlecht: Eier mit doppeltem Chromosomensortiment entwickeln sich zu Weibchen, also für gewöhnlich Eier, die befruchtet werden, aber auch solche, die unbefruchtet bleiben, jedoch nur einen Richtungskörper ausgestoßen haben. »Bei den Hymenopteren wird also das Geschlecht durch Reduktionsteilung und Befruchtung bestimmt.« Indes wird man einige Bedenken dagegen äußern müssen, ob gerade die Zahl der Chromosomen bzw. der Chromosomensortimente das Ausschlaggebende ist, denn aus all den Beobachtungen über Chromosomenzahlen bei Hymenopteren scheint hervorzugehen, daß gerade hier, wie wiederholt erwähnt, manche unkontrollierbare Vermehrung (und Verminderung) der Chromosomensortimentszahlen vorkommt. Die Zahl der Chromosomensortimente scheint also etwas Labiles zu sein, und darum

darf man in dieser Zahl selbst nicht das Entscheidende suchen für die wichtigen Unterschiede der Entstehung eines der beiden Geschlechter[1]).

Aber noch auf andre Art kann man die Dzierzonsche Geschlechtsbestimmungsweise in Beziehung bringen zu einer Chromatinhypothese der Geschlechtsbestimmung. Man kann sie als eine Modifikation des »Geschlechtschromosomentypus«, etwa des »Protenortypus«, in folgender Weise auffassen: Es läßt sich denken, daß in einem Chromosomensortiment bei den Apiden auch ein x-Element in irgendeiner nicht näher erkennbaren Weise, etwa ähnlich wie bei *Ascaris*, vorhanden ist. Solche x-Elemente wurden von Schleip 1912 bei der Honigbiene hypothetisch angenommen. Über ihre Verteilung im Verlauf der Chromatingeschichte ließen sich verschiedene Annahmen machen, nur müßte man wohl mit Schleip voraussetzen, daß alle Eier und auch alle funktionierenden Spermien normalerweise sie enthalten. Gerade letzteres wäre nur eine scheinbare Ausnahme gegen die sonst auftretende Regel, daß nur die Hälfte der Spermien ein x-Element enthält; denn bei den Hymenopteren mit ihrer eigenartigen Samenreifung kommt überhaupt höchstens die Hälfte der Spermatocyten zur Ausbildung, ja vielleicht hatte gerade die ungleiche Verteilung im Chromatin ungleiche Verteilung des Plasmas und damit allmähliche Unterdrückung der einen Spermatocytengeneration, welche die männchenbestimmenden Spermien ohne x-Elemente lieferte, zur Folge. Eier mit 2 x-Elementen geben Weibchen, Eier, die ohne ein zweites x-Element sich entwickeln (für gewöhnlich ohne das aus dem Sperma stammende), geben Männchen. Oder vielleicht besser etwas allgemeiner gefaßt:

Je nachdem bei Eiern das Verhältnis von x-Substanz zu Autochromatinsubstanz größer oder kleiner ist, entstehen Weibchen oder Männchen.

So würde dann wohl die genauere »cytologische Formel« der Dzierzonschen Geschlechtsbestimmung lauten.

Eigentliche Heterochromosomen sind bei Hymenopteren freilich nicht bekannt, auch die cytologischen Befunde bei *Osmia* sprechen nicht für ihr Vorhandensein. Deswegen können aber doch bei Hymenopteren x-Elemente wirksam sein. Wenn man sich zu ihrer Annahme entschließt,

---

[1]) R. Hertwig stellte seine Angaben mit einiger Vorsicht auf; in der Tat darf nicht übersehen werden, daß die eine »Hauptstütze«, das Resultat Doncasters an Blattwespen, namentlich an *Nematus*, vom Autor selbst wieder in Zweifel gezogen wurde (1907 und 1908) und bei den Ameisen sowohl die Ergebnisse der Biologie (Wasmann 1891, Reichenbach 1902, Holliday 1903, Wheeler 1903, Castle 1904, Fielde 1905, Escherich 1906, Crawley 1911), als auch der Cytologie (Henking 1892, Schleip 1908, Lams 1908) einer einheitlichen Erklärung noch Schwierigkeiten bereiten.

werden manche Verhältnisse zweifellos besser erklärt. Man hat vor allem z. B. den Vorteil, daß man das ausnahmsweise Entstehen von Männchen aus befruchteten Eiern leichter sich vorstellen kann als mit Hilfe der Geschlechtsbestimmungsformel Nachtsheims.

Denn die beobachtete Vererbung von Drohneneigenschaften auf die junge Drohnenbrut in einem Bienenstock, und manche Resultate biologischer Experimente lassen es geraten erscheinen, diese Möglichkeit offen zu lassen. Auch das oben erwähnte rätselhafte Überwiegen der Männchen bei anormalen, offenbar ungünstigen Verhältnissen, für das man die Gründe, wie gezeigt wurde, am ehesten beim eierlegenden Weibchen suchen muß, ließe sich auf diese Weise befriedigender erklären.

Für gewöhnlich werden die x-Elemente mit ihren Chromosomensortimenten verbunden bleiben, aber es ist wohl denkbar, daß ein x-Element sich irgendwo »verirrt« (Wilson 1909), oder daß es unter dem Einfluß ungünstiger Verhältnisse ganz verkümmert (vgl. *Angiostomum* nach Boveri 1911 und Schleip 1911), oder doch soweit verändert wird, daß es nicht mehr wirksam sein kann.

Und während der von R. Hertwig aufgestellte Hymenopterentypus nicht einmal für alle Hymenopteren Geltung hat, wäre durch die Annahme von x-Elementen doch wohl der Weg gebahnt zu einer mehr einheitlichen Erklärung der Geschlechtsbestimmungsweise.

Am Schlusse dieser Untersuchung über die Chromosomenverhältnisse bei Apiden wird man auf alle Fälle Grund haben, einem Worte R. Hertwigs (1912) beizupflichten: »Wir stehen hier vor einer Reihe unentschiedener Fragen, welche der zukünftigen Forschung ein reiches Feld eröffnen.«

V. Zusammenfassung.

Keine andre der bisher aufgestellten Geschlechtsbestimmungstheorien erklärt die biologischen Verhältnisse bei solitären Bienen so gut wie die Dzierzonsche Theorie.

Das Geschlecht ist wegen der außerordentlich raschen Entwicklung der Keimzellen sehr früh zu erkennen.

Es ist erkennbar festgelegt lange vor dem Beginn der Nahrungsaufnahme. Das Futter bestimmt nicht das Geschlecht.

Eine Beeinflussung des gelegten Eies etwa durch die Mutter ist hier (noch mehr als bei der Honigbiene) im höchsten Maße unwahrscheinlich.

Bei anormalen (ungünstigen) Verhältnissen läßt sich bis jetzt ein Überwiegen der Männchen konstatieren.

Der Hoden von *Osmia cornuta* besteht aus 6 parallelen Schläuchen.

Es findet auch hier Spermatocystenbildung statt.

Wahrscheinlich die 6. Generation der Spermatogonien teilt sich nicht mehr, sondern beginnt eine lange Wachstumsperiode.

Die Spermatogonienteilungen zeigen geringe Polstrahlung.

Es treten ungefähr 16 Chromosomen in die Teilung ein, ungefähr 16 weisen auch die Tochterplatten auf.

Wenigstens während der ganzen Wachstumsperiode lassen sich die Chromosomen als solche erkennen.

Sie liegen, etwa 16 an Zahl, in Stäbchengestalt auf der Kernperipherie.

Der Reifungsspindel ordnen sie sich, indem sie sich verkürzen, als 16 Kugeln von gleichmäßiger Größe ein.

Eine Gruppierung zu je 2 vor dem Auseinanderrücken ist in den meisten Fällen zu konstatieren.

Von den 16 Chromosomen rücken bei der Kernteilung je 8 auseinander in die Teilstücke.

Die Teilstücke sind ungleich durch außerordentlich verschiedenen Plasmagehalt.

Die Polstrahlung ist bei der Spermatocytenteilung besonders auffallend.

Die Abschnürung einer kernlosen Protoplasmaknospe (»1. Richtungskörper«) ist hier nicht sicher, eher unwahrscheinlich.

1—3 chromatoide Körper in verschiedener Größe lassen sich von der beginnenden Wachstumsperiode an nachweisen. Ihre Verteilung bei der Reifeteilung ist ungewiß.

4 Monate nach dem abgelaufenen Eistadium, 7 Monate vor der Verwendung, sind alle Keimzellen in fertige Spermatozoen umgewandelt.

Die somatische Chromosomenzahl ist viel größer als die der Keimbahn (mindestens 32). Die Polstrahlung ist im Soma minimal.

Die bisherigen Angaben über die Natur der Kernteilung bei der Samenreife von *Apis*, *Camponotus*, *Xylocopa* sind zu ergänzen bzw. zu revidieren.

Wenn man bei der Eireifung und Befruchtung gleiche Verhältnisse wie bei *Apis mellifica* voraussetzt, ist die Reduktion der schon reduzierten Chromosomenzahl bei der Samenreife zu verstehen.

Die Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese sprechen nicht für eine Bindung der Chromosomen.

Für die theoretischen Ergebnisse über Reduktion und Geschlechtsbestimmung sei auf Seite 296 bis 303 verwiesen.

Freiburg i. Br., Zoologisches Institut, 1. Dezember 1912.

Nachschrift.

Die wichtigeren Resultate vorliegender Abhandlung wurden schon veröffentlicht (1913, Januar). Leopold Granata hat daraufhin seine Untersuchungen über die Samenreifung bei *Xylocopa violacea* 1909 ergänzt (1913, April). Er glaubt an seiner Ansicht festhalten zu sollen: »*Nelle piastre equatoriali si contano* 16 *cromosomi doppi; la divisione separa le due metà longitudinali. . . . L'unica divisione nucleare è equazionale e il numero dei cromosomi degli spermatogoni* (16) *passa non ridotto nello spermatide.*«

Da die von mir begonnene Untersuchung der Samenreifung bei *Chalicodoma*, der Mörtelbiene, die gegenüber der von *Osmia* interessante Abweichungen aufweist, weitere Klärung der Sache verspricht, und da das Studium der Eireifung von *Osmia cornuta* einige Resultate zeitigte, behalte ich es mir vor, auf die Frage und auf Granatas Arbeit zurückzukommen.

In den letzten Tagen kamen eine größere Zahl von lehrreichen »Linienestern«, hauptsächlich von Osmien, in meine Hand, wodurch ich hoffe Gelegenheit zu erhalten, den biologischen Teil vorliegender Arbeit noch etwas näher zu illustrieren.

Bei der Vergleichung der Verhältnisse bei *Chalicodoma* mit denen bei *Apis* zeigte es sich in einem Falle, daß bei der Reifeteilung der männlichen Keimzellen die Tochterplatten deutlich mehr als 8 Chromosomen enthielten. Es sei diesbezüglich auf die früher S. 297 gemachten Bemerkungen von der verfrühten Verdoppelung und vom unkontrollierbaren Schwanken der Chromosomenzahl verwiesen.

Literaturverzeichnis.

Adam, Alexander. 1912. Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen. In: Zool. Jahrb., Anat. Bd. XXXV.

*Adlerz, Gottfried. 1896. Myrmecologista studier. 3. Thomognathus sublaevis Mayr. In: Bih. Svenska Akad. Handl. Vol. XXI.

Armbruster, Ludwig. 1913. Über die Chromatinverhältnisse bei solitären Bienen und ihre Beziehung zur Frage der Geschlechtsbestimmung. In: Ber. Naturforsch. Gesellsch. Freiburg Bd. XX. (Januar.)

Baehr. W. B. von. 1907. Über die Zahl der Richtungskörper in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Bacillus rossii. In: Zool. Jahrb., Anat. Bd. XXIV.

—— 1909. Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von Aphis saliceti mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. III.

—— 1912. Contribution à l'étude de la caryocinèse somatique, de la Pseudoréduction et la réduction (Aphis saliceti). In: La Cellule. T. XXVII.

*Benetti. 1903. Ricerche biologiche sui Bombi. In: Monit. Z. Ital. Anno 13 Suppl.

Blochmann, F. 1886. Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. In: Univers.-Festschrift Heidelberg.

—— 1887. Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. In: Morph. Jahrb. Bd. XV.

Boveri, Th. 1887a. Über die Bedeutung der Richtungskörper. In: Sitzber. Ges. Morph. u. Physiol. München. Bd. II. 1886.

—— 1887b. Zellenstudien. Hft. I. Jena.

—— 1902. Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkernes. In: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. XXXV.

—— 1908. Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung. In: Sitzber. phys.-med. Ges. Würzburg 1908/09.

—— 1909a. Die Blastomerenkerne von Ascaris megalocephala und die Theorie der Chromosomenindividualität. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. III.

—— 1909b. Über Geschlechtschromosomen bei Nematoden. In: Arch. f. Zellf. Bd. IV.

—— 1911. Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an Rhabditis nigrovenosa. In: Sitzber. phys.-med. Ges. Würzburg.

Brauer, A. 1893. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. In: Arch. mikr. Anat. Bd. XLII.

Bresslau, E. 1905. Der Samenblasengang der Bienenkönigin. Studien über den Geschlechtsapparat und die Fortpflanzung der Bienen. 1. In: Zool. Anz. Bd. XXIX.

—— 1908a. Die Dickelschen Bienenexperimente. Studien über den Geschlechtsapparat und die Fortpflanzung der Bienen. 2. In: Zool. Anz. Bd. XXXII.

—— 1908b. Über die Versuche zur Geschlechtsbestimmung der Honigbiene. Zu Dickels und v. Buttels und meinen Bienenexperimenten. In: Zool. Anz. Bd. XXXIII.

Bruyne, C. de. 1899. La cellule folliculaire du testicule d'Hydrophilus piceus. In: Anat. Anz. Bd. V. Verhandl. Anatom. Ges. 13. Vers.

Buchner, P. 1909. Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. III.

—— 1910. Von den Beziehungen zwischen Centriol und Bukettstadium. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. V.

Bugnion, Ed. 1891. Recherches sur le développement postembryonnaire, l'anatomie et les mœurs de l'Encyrtus fuscicollis. In: Recueil zool. Suisse. T. V.

—— 1910. Les cellules sexuelles et la détermination du sexe. In: Bull. Soc. Vaudoise Lausanne Sc. nat. T. XLVI.

Buttel-Reepen, H. von. 1903. 1. Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates sowie Beiträge zur Lebensweise der solitären und sozialen Bienen (Hummeln, Meliponinen usw.). Leipzig.

—— 1904. Über den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene (Apis mellifica); ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Präformation. In: Verh. Deutsch. Zool. Ges. 14. Vers.

—— 1908. Zur Fortpflanzungsgeschichte der Honigbiene 1. In: Zoolog. Anzeig. Bd. XXXIII.

Carriere, J. und Buerger, O. 1897. Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. In: Nova Acta Acad. Leop. Carol. Bd. LXIX.

*Castle, W. E. 1904. Sex determination in Bees and Ants. In: Science (2). Vol. XIX.

*Crawley, W. C. 1911. Parthenogenesis in Worker Ants, with special reference to two colonies of Lasius niger. In: Trans. Entom. Soc. Vol. III and IV.

Cuénot, L. 1899. Sur la détermination du sexe chez les animaux. In: Bull. Sc. France Belgique. Bd. XXXII.

Dehorne, 1910. Sur la coexistence de la division et d'une subdivision des chromosomes à l'état quiescent. In: C. R. séances Acad. Sciences. T. XLI.

—— 1911. Recherches sur la division de la cellule. I. Le duplicisme constant du chromosome somatique chez Salamandra maculosa et chez Allium cepa. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. VI.

—— Recherches sur la division de la cellule. 2. Homéotypie et hétérotypie chez les Annélides, Polychètes et les Trematodes . In: Arch. f. Zool. expérim. génér. T. XLIX.

Delage, Y. 1909. Le sexe chez les Oursins issus de parthénogenèse expérimentale In: C. R. Acad. Sc. Paris. T. CXLVIII.

Demoll, Reinhard. 1912. Über Geschlechtsbestimmung im allgemeinen und über die Bestimmung der primären Sexualcharaktere im besonderen: In: Zool. Jahrb., Physiol. Bd. XXXIII.

Dickel, Ferd. 1901a. Über Petrunkewitschs Untersuchungsergebnisse von Bieneneiern. In: Zool. Anz. Bd. XXV.

—— 1901b. Meine Ansicht über die Freiburger Untersuchungsergebnisse von Bieneneiern. In: Anat. Anz. Bd. XIX.

—— 1901c. Tatsachen entscheiden, nicht Ansichten. In: Anat. Anz. Bd. XIX.

—— 1903. Die Ursachen der geschlechtlichen Differenzierung im Bienenstaat. (Ein Beitrag zur Vererbungsfrage.) In: Arch. Gesamte Phys. Bd. XCV.

—— 1908. Zur Frage nach der Geschlechtsbestimmung der Honigbiene. Zu E. Bresslaus Bienenexperimenten. In: Zool. Anz. Bd. XXXIII.

—— 1909. Weitere Beiträge zur Frage nach der Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Zu Bresslaus Ausführungen 1 u. 2. In: Zool. Anz. XXXIV.

—— 1910. Über das Geschlecht der Bienenlarven. In: Zool. Anz. Bd. XXXVI.

Doflein, Franz. 1898. Karyokinese des Spermakernes. In: Arch. mikr. Anat. Bd. L.

Doncaster, L. 1906a. Spermatogenesis of the Hive Bee. In: Anat. Anz. Bd. XXIX.

—— 1906b. On the Maturation of the Unfertilized Egg, and the Fate of the Polar Bodies in the Tenthredinidae (Saw-flies). In: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.) Vol. XLIX.

—— 1907a. Gametogenesis and Fertilisation in Nematus ribesii. In: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.). Vol. LI.

—— 1907b. Spermatogenesis of the Honey Bee (Apis mellifica) Correction. In: Anat. Anz. V. LXXXII.

—— 1909. Gametogenesis of the Sawfly Nematus ribesii. A Correction. In: Nature. Vol. LXXXII.

—— 1910a. Gametogenesis of the Gallfly, Neuroterus lenticularis (Spathegaster baccarum). Part 1. In: Proc. Roy. Soc. London. B. Vol. LXXXII.

—— 1910b. Idem. Part 2. In: Proc. Roy. Soc. London. B. Vol. LXXXIII.

*Doten, S. B. 1911. Concerning the Relation of Food to Reproductive Activity in Certain Hymenopterous Parasites. In: Nevada Agr. Exp. Stat. Technical Bull. Vol. LXXVIII.

Ducke, Adolf. 1900. Die Bienengattung Osmia. Monographie. In: Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck. 25. Jahrg. 1899/00.

Duesberg, J. 1910. Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. VI.

Emery, C. 1896. Le polymorphisme des Fourmis et la castration alimentaire. Congrès Internation. Zool. 3. Sess.

—— 1910. Considerazioni intorno alla regola del Dzierzon sulla determinazione del sesso nelle Api e in altri Imenotteri. In: Rend. Accad. Sc. Bologna.

Escherich, K. 1906. Die Ameise, Schilderung ihrer Lebensweise. Braunschweig.

Fabre, I. H. 1891. Souvenirs Entomologiques. Etudes sur l'instinct et les Mœurs des Insectes. 2. Edition. Paris.

Fick, R. 1907. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. In: Anat. Hefte 2. Abt. Bd. XVI.

Fielde, Adele M. 1902a. A study of an Ant. In: Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia. Vol. LIII.

—— 1905. Observation on the progeny of virgin ants. In: Biol. Bull. Woods Holl. Vol. IX.

Friese, H. 1889. Die Schmarotzerbienen und ihre Wirte. In: Zool. Jahrb., Syst. Bd. III.

—— 1891a. Osmien-Studien. In: Berl. Entom. Nachr. 17. Jahrg.

—— 1891b. Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen (Apidae). In: Zool. Jahrb., Abt. Syst. Bd. V.

—— 1893. Die Bienenfauna von Deutschland und Ungarn. Berlin.

—— 1895. Beitrag zur Bienenfauna von Baden und Elsaß. In: Ber. Naturf. Gesellsch. Freiburg i. Br. Bd. IX.

—— 1895—1901. Die Bienen Europas (Apidae Europaeae) nach ihren Gattungen, Arten und Varietäten auf vergleichend morphologisch-biologischer Grundlage. Teil 1—6. Innsbruck und Berlin.

—— 1898. Über Osmien-Nester. In: Illustr. Zeitschr. Entom. Bd. III.

Giglio-Tos, E. 1905. Della partenogenesi e della spermatogenesi dell'ape. In: Anat. Anz. Bd. XXVI.

Gilson, G. 1885—88. Etude comparée de la spermatogenèse chez les Arthropodes. In: La Cellule. T. I—IV.

Goldschmidt, R. 1911. Accessorisches Chromosom und Geschlechtsbestimmung. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. VI.

Granata, Leopold. 1909. Le divisioni degli spermatociti di Xylocopa violacea L. In: Biologica (Torino). Vol. II. Nr. 15.

—— 1910. Le cinesi spermatogenetiche di Pamphagus marmoratus (Burm.). In Arch. f. Zellforsch. Bd. V.

—— 1913. Ancora sulle divisioni degli spermatociti di Xylocopa violacea L. In: Monitore Zool. Ital. Anno XXIV.

Grégoire, V. 1905. Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes (premier mémoire) Revue critique de la litérature. In: La Cellule. T. XXII.

Gross, J. 1912. Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmungen bei Insekten. In: Zool. Jahrb., Physiol. Bd. XXXII.

Häcker, V. 1907. Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.

—— 1897. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. In: Erg. Fortschr. Zool. Bd. I.

Henking, W. 1891. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. 2. Über Spermatogenese und deren Beziehungen zur Eierentwickl. bei Pyrrhocoris Apterus L. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LI.

—— 1892. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIV.

Hertwig, R. 1905. Über das Problem der sexuellen Differenzierung. In: Verh. Deutsch. Zool. Ges. 15. Vers.

—— 1912. Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eignen Untersuchungen. In: Biol. Centralbl. Bd. XXXII.

Höppner, Hans. 1899. Zur Biologie nordwestdeutscher Hymenopteren. 1. Das Werben der Männchen bei Hymenopteren. In: Allg. Zeitschr. Entom. Bd. IV.

—— 1901. Weitere Beiträge zur Biologie nordwestdeutscher Hymenopteren. 3. Prosopis kriechbaumeri. In: Allg. Zeitschr. Entom. Bd. VIII.

—— 1904. Zur Biologie der Rubus Bewohner:
1. Gasteruption accectator Fabr., ein neuer Schmarotzer der Rubus bewohnenden Prosopis-Arten. — 2. Osmia parvula Duf. et Perr., Osmia leucomelaena K. und ihr Schmarotzer Stelis ornatula Nyl. — 3. Eurytoma rubicola Gir. und ihre Wirte. In: Allg. Zeitschr. Entom. Bd. IX.

—— 1903. Weitere Beiträge zur Biologie nordwestdeutscher Hymenopteren Caenocryptus bimaculatus. In: Allg. Zeitschr. Entom. Bd. VIII.

Holliday, Margaret. 1903. A Study of some Ergatogynic Ants. In: Zool. Jahrb., Syst. Bd. XIX.

Hunter, S. J. 1910. Über die Parthenogenese der Braconiden. On the Transition from Parthenogenesis to Gamogenesis in Aphids and Braconids. In: Science. 2. Vol. XXXI.

Ihering, H. von. 1903. Biologie der stachellosen Honigbienen Brasiliens. In: Zool. Jahrb., Syst. Bd. XIX.

Jörgensen, Max. 1910. Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von Proteus anguineus (Grottenolm). (Die Wachstumsperiode.) In: Festschr. R. Hertwig. Bd. I.

Korschelt, E. und Heider, K. 1902—1903. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. In: Allg. Teil 1, 2. Jena.

Koschewnikoff, G. 1891. Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane der Honigbiene. In: Zool. Anz. Jahrg. 1.

Kowalewsky, N. 1911. Der geschlechtsbestimmende Faktor bei Tieren. Zur Frage der willkürlichen Beeinflussung des Geschlechts der Keime bei den Säugetieren und Vögeln. In: Biol. Centralbl. Bd. XXXI.

*Krieger, R. 1892. Zwei Hymenopterenzwitter. In: Zeitschr. Naturw. Halle. Bd. LXV.

Krüger, E. 1912. Die phylogenetische Entwicklung der Keimzellenbildung einer freilebenden Rhabditis. In: Zool. Anz. Bd. XL.

—— 1913. Fortpflanzung und Keimzellenbildung von Rhabditis aberrans, nov. sp. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CV.

Kuckuck, M. 1906. Über die Ursache der Reifeteilungen und den Charakter der Polkörper. In: Anat. Anz. Bd. XXIX.

Kühn, Alfred. 1908. Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren Daphnia pulex De Geer und Polyphemus pediculus de Geer. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

Kuschakewitsch, S. 1910. Zur Kenntnis der sogenannten wurmförmigen Spermien der Prosobranchier. In: Anat. Anz. Bd. XXXVII.

Lampert, 1886. Die Mauerbiene und ihre Parasiten. Eine biologische Studie. In: Jahresh. Verein vat. Nat. Württemb. 42. Jahrg.

Lams, W. 1908. Les divisions des spermatocytes chez la fourmi (Camponotus herculeanus L.). In: Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

*Leuckart, R. 1858. Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten. Frankfurt 1858.

Lutman, B. F. 1910. The spermatogenesis of the Caddis-fly (Platyphylax designatus Walter). In: Biol. Bull. Bd. XIX.

Marchal, Paul. 1896. La reproduction et l'évolution des Guêpes sociales. In: Arch. Zool. Expér. (3). T. IV.

— – 1904. Le déterminisme de la polyembryonie spécifique et le déterminisme du sexe chez les Hyménoptères à développement polyembryonnaire. In: C. R. Soc. Biol. Paris. T. LVI.

Mark, E. L. 1881. Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax campestris, Binney. In: Bulletin of the Museum of comparative Zoology at Harvard College. Vol. VI.

Mark, E. L. und Copeland, Manton. 1906. Some Stages in the Spermatogenesis of the Honey Bee. In: Proceed. of the Amer. Acad. Arts Science. Vol. XL.

—— 1907. Maturation stages in the spermatogenesis of Vespa maculata L. In: Proceed. Americ. Acad. Arts Science. Vol. XLIII.

Meves, Fr. 1896. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. In: Arch. mikr. Anat. Bd. XLVIII.

Meves, Fr. und von Korf. 1901. Zur Kenntnis der Zellteilung bei Myriopoden. In: Arch. mikr. Anat. Bd. LVII.

Meves, Fr. 1902. Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. In: Arch. mikr. Anat. Bd. LXI.

—— 1903. Über Richtungskörperbildung im Hoden von Hymenopteren. In: Anat. Anz. Bd. XXIV. Zuerst vorläufig veröffentlicht in den Mitteilungen des Vereins schleswig-holsteiner Ärzte. Jahrg. XI. Bd. VI.

—— 1907. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. In: Arch. mikr. Anat. Bd. LXX.

Meves, Fr. und Duesberg, Jules. 1908. Die Spermatocytenbildung bei der Hornisse (Vespa crabro L.). In: Arch. mikr. Anat. Bd. LXXI.

Montgomery, Th. H. 1899. The Spermatogenesis in Pentatoma up to the Formation of the Spermatid. In: Zool. Jahrb., Anat. Bd. XII.

—— 1900. The Spermatogenesis of Peripatus (Peripatopsis) balfuri up to the Formation of the Spermatid. In: Zool. Jahrb., Anat. Bd. XIV.

—— 1910. On the Dimegalous sperm and Chromosomal Variation of Euchistus with Reference to Chromosomal continuity. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. V.

Muckermann, Hermann. 1912. Zur Anordnung, Trennung und Polwanderung der Chromosomen in der Metaphase und Anaphase der somatischen Karyokinese bei Urodelen. In: La Cellule. T. XXVIII.

Müller, Hermann. 1872. Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen. In: Verh. naturhist. Ver. preuß. Rheinl. u. Westf. Bd. XXIX.

Müller, W. H. 1882. Proterandrie der Bienen. Diss. Jena. Liegnitz.

Nachtsheim, H. 1912. Parthenogenese, Eireifung und Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. In: Sitzber. Ges. Morph. Physiol. München (Mai).

Nicolas, W. 1893. Vues générales sur les Hyménoptères. In: Congr. Internat. Zool. 2. Sess.

Paulcke, Wilhelm. 1899. Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen. In: Anat. Anz. Bd. XVI.

—— 1900. Über Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. In: Zool. Jahrb., Anat. Bd. XIV.

Payne, F. 1909. Some new types of chromosome distribution and their relation to sex. In: Biol. Bull. Vol. XVI.

Petrunkewitsch, Alex. 1901. Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. In: Zool. Jahrb., Morph. Bd. XIV.

—— 1902. Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. In: Zool. Jahrb., Anat. Bd. XVII.

Pflüger, E. 1903. Über die jungfräuliche Zeugung der Bienen. In: Arch. ges. Physiologie. Bd. XCIX.

Platner, G. 1889. Über die Bedeutung der Richtungskörperchen. In: Biol. Centralblatt. Bd. VIII.

Popoff, Methodi. 1907. Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. In: Arch. Protistenk. Jena. Suppl. 1.

Popovici-Baznosanu, A. 1909. Etude biologique comparée sur quelques espèces d'Osmia. In: Arch. Zool. Expér. (5). T. II.

—— 1910. Relation entre la taille de l'adulte et la quantité de nourriture absorbée par les larves chez l'Osmia rufa et l'Osmia cornuta. In: C. R. Soc. Biol. Paris. T. LXVIII.

vom Rath, O. 1892. Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris Latr. In: Arch. mikr. Anat. Bd. XL.

Reaumur, M. de 1748. Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. T. VI. Partie 1.

Reichenbach, H. 1902. Über Parthenogenese bei Ameisen und andre Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern. In: Biol. Centralbl. Nr. XXI.

Riley, Wm. A. 1892. The Larger Digger Wasp Insekt Life. Washington. Vol. IV.

—— 1907a. Polyembryony and sex-determination. In: Science (2). Vol. XXV

—— 1907b. The parthenogenesis of Encyrtus. Ibid.

Rückert, Jakob. 1892. Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. In: Anat. Anz. Bd. VII.

Schaeffer, Jakob Christian. 1764. Abhandlungen von Insekten. Bd. II. Regensburg.

Schenck, A. 1859. Die nassauischen Bienen. In: Jahrb. Ver. Naturk. Herzogt. Nassau. Hft. 14. Wiesbaden mit Nachträgen. 1868.

Schleip, Waldemar. 1906. Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Planaria maculata Dug. In: Zool. Jahrb. Bd. XXIII.

Schleip, Waldemar, 1907. Die Samenreifung bei den Planarien. In: Zool. Jahrb., Anat. Bd. XXIV.

—— 1908. Die Richtungskörperbildung im Ei von Formica sanguinea. In: Zool. Jahrb., Morph. Bd. XXVI.

—— 1909a. Die Reifung des Eies von Rhodites rosae L. und einige allgemeine Bemerkungen über die Chromosomen bei parthenogenetischer Fortpflanzung. In: Zool. Anz. Bd. XXXV.

—— 1909 b. Vergleichende Untersuchung der Eireifung bei parthenogenetisch und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. II.

—— 1911. Das Verhalten des Chromatins bei Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum. Ein Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. VII.

—— 1912. Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. In: Erg. Fortschr. Zool. Bd. III.

Schmiedeknecht, O. 1907. Die Hymenopteren Mitteleuropas. Jena.

Schneider, A. 1880. Über die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen. In: Zool. Anz. Bd. III.

Schreiner, A. und K. E. 1906. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. 3. Die Reifung der Geschlechtszellen von Ophyotrocha puerilis. In: Anat. Anz. Bd. XXIX.

—— 1908. Gibt es eine parallele Conjugation der Chromosomen? In: Videnskabs-Selskabets Skrifter 1. Math.-Naturv. Klasse 1908. Nr. 4. Kristiania.

Seurat. 1898. Observations sur les organes génitaux des Braconides. In: Anat. Sc. Nat. (8). T. VII.

Shull, A. F. 1911. Studies etc. 2. The role of temperatur of the chemical composition of the medium and of internal factors upon the ratio of parthenogenetic to sexual forms. In: Journ. exper. Zool. Vol. X.

von Siebold. 1869. Über die Parthenogenesis von Polistes gallica. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XX.

*Silvestri, Fil. 1906. Contribuzione alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti i Biologia del Litomastix truncatellus (Dalm.). 2. Nota preliminare. In: Anali Scuola Agricolt. Portici. Vol. VI.

*—— 1908. Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti Agemiaspis fuscicollis etc. In: Bull. Lab. Zool. Scuol. Agricolt. Portici. Vol. III.

Stevens. 1903. On the Ovogenesis and Spermatogenesis of sagitta bipunctata. In: Zool. Jahrb., Anat. Bd. XVIII.

Taschenberg, O. 1893. Historische Entwicklung der Lehre von der Parthenogenesis. In: Abh. Naturf. Ges. Halle. Vol. XVII.

Vassiliew, J. 1908. Über neue Fälle von Parthenogenese in der Familie der Chalcidicae. In: Zeit. Wiss. Insektenbiol. Berlin. Bd. III.

Verhoeff, C. 1892a. Einige Worte zu H. Frieses Osmienstudien und über einen Bau (Osmia tridentata). In: Ent. Nachr. Jahrg. XVIII.

—— 1892b. Beiträge zur Biologie der Hymenoptera. In: Zool. Jahrb., Syst. Bd. VI.

—— 1892c. Neue und wenig bekannte Gesetze aus der Hymenopteren-Biologie. In: Zool. Anz. Jahrg. XV.

Wasmann, E. 1891a. Parthenogenese bei Ameisen durch künstliche Temperaturverhältnisse. In: Biol. Centralbl. Bd. XI.

Wasmann, E. 1891b. Über die verschiedenen Zwischenformen von Weibchen und Arbeiterinnen bei Ameisen. In: Stettin. Ent. Zeit. Bd. LI.
Wassilieff, J. W. 1904. Über Parthenogenese bei den Arten der Schlupfwespengattung Telenomus. In: Zool. Anz. Bd. XXVII.
Weismann, August und Ishikawa. 1887. Über die Bildung der Richtungskörper bei tierischen Eiern. In: Ber. Nat. Ges. Freiburg. Bd. III.
Weismann, August. 1887. Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena.
—— 1900. Über die Parthenogenese der Bienen. In: Anat. Anz. Bd. XVIII.
—— 1904. Vorträge über Descendenztheorie. 2. Aufl. Jena.
Wheeler, W. M. 1903. The origin of female and worker ants from the eggs of parthenogenetic workers. In: Science. Vol. XVIII.
Wilson, E. B. 1909a. The chromosomes of Metapodius. A contribution to the hypothesis of the genetic continuity of chromosomes. In: Journ. exper. Philadelphia. Zool. Vol. VI.
—— 1909b. Recent researches on the Determination and heredity of sex. In: Science (N. S.). Vol. XXIX.
—— 1910. Selective fertilization and the Relation of the Chromosomes to sex-production. In: Science (N. S.) Vol. XXXII.
—— 1911. The Sex chromosomes x. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXVII.
Die mit * bezeichneten Arbeiten waren nicht zugänglich.

Erklärung der Figuren.

Sämtliche cytologischen Figuren sind mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates in Objekttischhöhe entworfen. Vergrößerung etwa 2000 (Zeiss Apochromat 1,5 mm, Kompensationsocular 12, Tubuslänge 16 cm).

Tafel XI.

Fig. a. »N. 33« Nest von *Osmia rufa* in *Sambucus*, Bau vollendet 2.5; photogr. 18.6. Die Zwischenwände aus Lehm, Excremente, vereinzelte Pilzfäden. Zellgröße regelmäßig abnehmend, geräumiger Vorhof. ♀ ? ♀ ♀ ♂. (Freiburg.) Nat. Größe.

Fig. b. Dasselbe. »N. 37«. Phot. 22.6; wurde vollendet 13.5. Vorhof, Größe der Zellen. ♀ ♀ ♂ ♂ ♂. (Freiburg.) Nat. Größe.

Fig. c. Nest von *Osmia latreilli*. Phot. 24.6. Vorhof, Größe der Zellen, Futtermenge (!). Zwischenwände aus zerkauten Pflanzenteilen; überwintert als Larve; Geschlecht war im folgenden Juni noch nicht zu bestimmen. (Freiburg.) Nat. Größe.

Fig. d. Unregelmäßiger Nestbau von *O. latreilli*. Unvollendete Zellen; Nachlassen der Brutversorgungsenergie? (Freiburg.) Nat. Größe.

Fig. e. *Osmia cornuta*-Nest, nur Spuren von Futter, trotzdem regelrechter Verschlußpfropfen. Nachlassen von Brutversorgungsenergie? (Freiburg.) Nat. Größe.

Fig. f. Dasselbe. Einzellig, großer Vorhof. Zwischenwände aus Gartenerde; ♂ (Freiburg.) Nat. Größe.

Fig. g. »Abgüsse« von *Antophora parietina*-Zellen = Zellen von eingemieteten *Megachile ericetorum* (Kaiserstuhl). Größe: 2/1.

Fig. h. *Anthophora parietina*-Zelle, in der *Osmia* zwei Zellen eingerichtet, unten weiblicher Kokon, oben männlicher (Straßburg). Nat. Größe.

Fig. i. Nymphen von *Chalicodoma muraria* ♂ ♂ ♀ ♀. Größe 2/1. (Auspigmentierung der ♂ ♂ weiter fortgeschritten als die der ♀ ♀ [Augen]. Erste Anzeichen der Proterandrie. Größe 2/1.)

Fig. k. Kokons von *Chalicodoma* ♂ ♂ ♀ ♀. Nat. Größe.

Fig. l. Nester von *Chalicodoma muraria*. (Hartheim a. Rh.) Etwa nat. Größe.

Fig. m. *Osmia cornuta*. Proterandrie, Auspigmentierungsprozeß, regelmäßige Größenabnahme. ♀ ♀ ♂ = jüngstes der drei. Größe 2/1.

Fig. n. *Osmia cornuta*. Ganz junge Nymphen, Größenunterschiede von ♂ u. ♀, Nymphenhäutchen. Größe 2/1.

Fig. o. *Osmia cornuta*. Ex. 72 d, s. u. Tab. 14 und Kap.: Morphologie des Hodens.

Fig. p. Dasselbe. Ex. 80 a, s. u. Tab. 14 und Kap.: Morphologie des Hodens.

Tafel XII.

Periode der Spermatogonienteilungen.

Fig. 1—2. Vor den Spermatogonienteilungen:

Fig. 1. Sublimat-Eisessig, Hämatoxylin n. Heidenhain.

Fig. 2. Sublimat-Eisenhämatoxylin, »tief« angeschnitten. Der dunkle Fleck ist über dem Kern.

Fig. 3—8. Spermatogonienteilungen:

Fig. 3. Die Zellen einer (mehr tangential angeschnittenen) Spermatocyste, sich zur Teilung anschickend. Flemming-Hämatein.

Fig. 4. Sublimat-Eisenhämatoxylin, Äquatorialplatte von der Seite. Einzelzelle einer Rosette, am centralen, verengerten Zellende ein Spindelrestkörper. Das eine Spindelende ist länger ausgezogen.

Fig. 5. Sublimat-Eisenhämatoxylin. Äquatorialplatte vom Pol aus gesehen.

Fig. 6. Flemming-Hämatein. Äquatorialplatte vom Pol aus gesehen.

Fig. 7. Flemming-Hämatein. Äquatorialplatte vom Pol aus gesehen.

Fig. 8. Flemming-Hämatein. Tochterplatten.

Wachtsumsperiode.

Fig. 9. Sublimat-Eisenhämatoxylin. Ganz junge Zelle kurz nach der letzten Spermatogonienteilung. Chromosomengestalt! Chromatoider Körper.

Fig. 10. Sublimat-Hämatoxylin (Delafield). Pikrocarmin, Spindelrestkörper.

Fig. 11. Sublimat-Hämatoxylin, Pikrocarmin. Chromatoider Körper.

Fig. 12. Hermann-Eisenhämatoxylin.

Fig. 13. Flemming-Hämatein. Aufbau der Chromosomen (?).

Fig. 14. Sublimat-Eisenhämatoxylin. Kurz vor der Reifezone.

Fig. 15. Hermann-Eisenhämatoxylin, Lichtgrün. Struktur der Chromosomen, Bläschen. Die Strahlung setzt ein am einen Pol.

Fig. 16. Hermann-Eisenhämatoxylin, Lichtgrün. »Tief« angeschnitten, Zelle mitten aus der Reifezone, Spindelrestkörper.

Die Reifezone.

Fig. 17—31. Die Veränderung der Chromosomen unmittelbar vor der Teilung:

Fig. 17. Sublimat-Eisenhämatoxylin. Verschiedene Verkürzungsstadien der Chromosomen.

Fig. 18. Sublimat-Eisenhämatoxylin, Bordeauxrot, dasselbe. Chromatoide Körper, Polstrahlung.

Fig. 19. Sublimat-Hämatoxylin, Pikrocarmin. Verschiedene Verkürzungsstadien der Chromosomen. Die schwach färbbare Masse im Kerninnern.

Fig. 20—25. Zellen einer Spermatocyste (s. Text). Sublimat-Hämatoxylin-Pikrocarmin: Verkürzungsstadien der Chromosomen. Chromosomenpaare? (s. Text). Vereinzelt: Chromatoide Körper, Polstrahlungen:

Fig. 20. Lageplan (schwächere Vergrößerung).

Fig. 22 unten: Chromosomen bei tiefer Einstellung, die höher gelegenen Chromosomen sind in diesem Falle heller gehalten.

Fig. 25. Aufstellung der Äquatorialplatte. Kern wahrscheinlich oben etwas angeschnitten.

Fig. 26—31. Die Umwandlung der Chromosomen bei andern Fixierungen. Kernmembran, Polstrahlungen, Bläschen:

Fig. 26. Hermann-Eisenhämatoxylin-Lichtgrün.

Fig. 27. Flemming-Eisenhämatoxylin-Lichtgrün, chromatoider Körper.

Fig. 28 u. 29. Dasselbe.

Fig. 30. Hermann-Eisenhämatoxylin, Chromosomen in der endgültigen Gestalt. Kernfasern an den beiden Polen verschieden ausgebildet, unten vielleicht etwas angeschnitten.

Fig. 31. Dasselbe.

Fig. 32—36. Äquatorialplatten:

Fig. 32 u. 33. Unten chromatoide Körper.

Fig. 32. Flemming-Eisenhämatoxylin-Lichtgrün; unten etwas angeschnitten.

Fig. 33. Flemming-Hämatoxylin. Zwei Nachbarzellen mit den beiden Chromosomgestalten.

Fig. 34. Flemming-Hämatein. Polansicht.

Fig. 35. Flemming-Hämatein. Die Zelle, nicht der Kern, oben etwas angeschnitten.

Fig. 36—39. Flemming-Hämatein:

Fig. 36—38. Hodenausgang rechts.

Fig. 36. Deutliche Chromosomenpaarung.

Tafel XIII.

Fig. 37, 38, 39. Beginnende Anaphasen.

Fig. 40 u. 41. Hermann-Eisenhämatoxylin-Lichtgrün. Plasma-Vorbuchtung, Polstrahlung, Kernfasern. Follikellappen, Spindelrestkörper? Kernmembran.

Fig. 42. Flemming-Hämatein. Tochterplatten. Die Kugelgestalt der Chromosomen wird etwas undeutlich.

Fig. 43. Hermann-Eisenhämatoxylin-Lichtgrün. Telophase; Polstrahlung, Kernmembran. Lichtbrechung bei Hermann-Fixierung.

Fig. 44. Hermann-Eisenhämatoxylin-Lichtgrün. Lostrennung der kernhaltigen Knospe, »Ruhekerne«, Kernplasmarelation, Centriolen-»Zellplatte« = knötchenförmige Verdickung der Zwischenfasern, Bläschen. Mitochondrien, Degeneration des Knotenkerns?

Fig. 45. Sublimat-Hämatoxylin-Pikrocarmin. Dasselbe.

Somatische Mitosen.

Fig. 46 u. 48. Sublimat-Eisenhämatoxylin. Chromatinreichtum (stark differenziert!). Polstrahlung.

Fig. 47. Flemming-Hämatein. Zelle aus Follikelzellen des Hodens, »hoch« erheblich angeschnitten; Chromosomengestalt.

Tabellen.

Osmia cornuta Latr. Tab. 1.

Bezeichnung	Zellen (n. d Alter gezählt) 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14	Bemerkungen
1	♀ ♂	Popovici 1909 p. 21
2	♀ ♀	„ „
3	♀ ♀ ♂	„ „
4	♀ ♀ ♀	„ „
5	♀ ♀ ♀ ♂	„ p. 22
6	♀ ♀ ♀ ♀	„ „
7	♀ ♀ ♀ ♂	„ „
8	♀ ♀ ♂ ♂ ♂	„ „
9	♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂	„ „
10	♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂	„ „
11	♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂	„ „
12	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ $\frac{♂}{♀} = \frac{19}{34}$	„ „
13	♀ —	„ „
14	— ♀ ♂	„ „
15	— ♂ ♂ —	„ „
16	— — — — ♀ ♀	„ „
17	— ♀ — ♂ ♂ ♂ ♂	„ „
18	♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ —	„ „
19	♀ ♀ ♂ ♀ ♀ ♂ $\frac{♂}{♀} = \frac{16}{9}$	„ p. 23

Osmia rufa I. Tab. 2.

Bezeichnung	Zellen (n. d. Alter gezählt) 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10	Bemerkungen
20	♂	Popovici 1910 p. 19
21	♂	,, ,,
22	♂	,, ,,
23	♂	,, ,,
24	♂	,, ,,
25	♂	,, ,,
26	♂	,, ,,
27	♂	,, ,,
28	♀	,, ,,
29	♀	,, ,,
30	♀	,, ,,
31	♀	,, ,,
32	♀	,, ,,
33	♂ ♂	,, ,,
34	♂ ♂	,, ,,
35	♂ ♂	,, ,,
36	♂ ♂	,, ,,
37	♀ ♀	,, ,,
38	♀ ♂	,, ,,
39	♀ ♂	,, ,,
40	♀ ♂	,, ,,
41	♀ ♂	,, ,,
42	♀ ♂	,, ,,
43	♂ ♂ ♂	,, ,,
44	♂ ♂ ♂	,, ,,
45	♀ ♂ ♂	,, ,,
46	♀ ♀ ♀ ♂	,, ,,
47	♀ ♂ ♂ ♂	,, ,,
48	♀ ♀ ♀ ♂ $\frac{♂}{♀} = \frac{34}{20}$	,, ,,

Osmia rufa II (Fortsetzung). Tab. 3.

Bezeichnung	Zellen (n. d. Alter gezählt) 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12		Bemerkungen
49	♀ ♀ ♀ ♂ ♂		Popovici 1909 p. 20
50	♀ ♀ ♂ ♂ ♂		„ „
51	♀ ♂ ♂ ♂ ♂		„ „
52	♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂		„ „
53	♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂		„ „
54	♀ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂		„ „
55	♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂		„ „
56	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂		Popov. 1910 p. 225
57	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂		„ „
58	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂	$\frac{♂}{♀} = \frac{40}{54}$	Popov. 1909 p. 20
59	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂		„ „
60	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂		„ „
61	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂		Popov. 1910 p. 225
62	— ♂	»—« bedeutet: die Zelle enthielt nur Futter oder tote Larven.	Popov. 1910 p. 225
63	♂ ♂ —		„ „
64	♀ — —		„ „
65	♂ ♂ —		„ „
66	— ♂ ♂		„ „
67	♀ — — ♂		„ „
68	♀ ♀ ♀ —		„ „
69	— ♂ ♂ —		„ „
70	— ♂ ♂ ♂		„ „
71	♂ ♂ — ♂ ♂		„ „
72	♀ ♂ — — ♂		„ „
73	— ♀ ♂ ♂ ♂		„ „
74	— ♀ ♂ — —		„ „
75	— ♀ ♂ — ♂		„ „
76	♀ — ♂ ♂ —		„ „
77	♀ — ♀ ♂ ♂	$\frac{♂}{♀} = \frac{30}{15}$	„ „
78	♀ — ♀ ♀ ♂		„ „

Osmia rufa III (Fortsetzung). Tab. 4.

Bezeichnung	Zellen (n. d. Alter gezählt) 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	Bemerkungen
79	♂	♂	♂	—	—												Popovici 1909 p. 21
80	♂	—	♂	♂	♂												„ „
81	♀	♀	♀	♀	—	—	—										„ „
82	♀	♀	♀	♀	♂	♂	—										„ „
83	♀	♂	—	♂	♂	♂	♂	♂									„ „
84	♀	♀	—	—	♀	♂	♂	♂	♂	♂							„ „
85	♀	♀	—	♀	♀	♀	—	♂	♂	—	♂						„ „
86	♀	♂	—	—	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	—					„ „
87	♂	—	—	♂	♂	♂	♂	♂	—	♂	♂	♂	♂				„ „
88	—	♂	—	♂	♂												Den Zellen wurde ein Teil ihrer Futtermenge entnommen. „—“ = tote Larve oder Puppe. Experiment z. Z. des Larvenstadiums Popovici 1910 p. 225
89	♀	—	♀	—	—	♂											
90	—	♀	♂	♂	♂	♂											
91	—	♀	♀	—	♂	♂											
92	♀	—	—	—	♀	—	—	♀									
93!	♀	♀	♀	♀	♂	♀	♂	—									
94	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♂	♂									
95!	♀	♀	♀	♀	♀	♂	♂	♂	♂	♀	♂	♂					
96	♀	♀	♀	♀	—	—	♀	♀	—	♂	♂	♂	♂	—	♂	♂	
97!	♀	♂	♀	♀	♀	♂											Popov. 1909 p. 23
98!	♀	♂	♀	♂	♂	♂	♂	♂	♂								„ „
99!	—	♀	♂	♀	♀	♂	♂	♂	♀								„ „
100!	♀	♀	♀	♀	♂	♂	♂	♂	♂	♀	♂						„ „
101!	♂	♀															„ „
102!	♂	♂	♂	♂	♀	—											„ „
103!	♂	♂	♂	♂	♂	—	♀										„ „
104	♀	♀	♀	♀	♀	♀											Popov. 1910 p. 225
105	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂							Popov. 1909 p. 24
106	♀	?	♀	♀	♂												„N. 33“ selbstgezog. in Sambucus
107	♀	♀	♂	♂	♂												„N. 37“

$\frac{♂}{♀} = \frac{41}{18}$ $\frac{♂}{♀} = \frac{26}{32}$ $\frac{♂}{♀} = \frac{19}{15}$ $\frac{♂}{♀} = \frac{10}{3}$

Osmia adunca. Tab. 5.

Bezeichnung	Zellen (n. d. Alter gezählt) 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12	Bemerkungen
108	♀ ♂	Popovici 1909 p. 22
109	♀ ♀ ♂	„ „
110	♀ ♀ ♂	„ „
111	♂ ♂ ♂	„ „
112	♀ ♂ ♂	„ „
113	♀ ♀ ♂ ♂	„ „
114	♂ ♂ ♂ ♂ ♂	„ „
115	♀ ♂ ♂ ♂ ♂	„ „
116	♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂	„ „
117	♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂	„ „
118	♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂	„ „
119	— ♀ ♂	Popov. 1909 p. 22
120	— ♀ ♀	„ „
121	♀ — ♀	„ „
122	♀ — ♂	„ p. 23
123	♀ — — ♂	„ „
124	♀ — ♀ ♂	„ „
125	♀ ♀ ♂ ♂ —	„ „
126	— ♀ ♂ ♂ ♂	„ „
127	— ♀ ♀ ♀ ♂ ♂	„ „
128	— ♀ ♀ ♀ ♂ ♂	„ „
129	♀ ♀ ♀ ♀ — — ♂	„ „
130	— ♂ ♀	Popov. 1909 p. 23
131!	♂ ♀ ♂	„ „
132!	♂ ♂ ♀ ♂	„ „
133	♀ ♀ ♂ ♂ — ♀	„ „

»*Osmia tridentata*«. Tab. 6.

Bezeichnung	Zellen (n. d. Alter gezählt) 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15	Bemerkungen
134	♀ ♀ ♂ ♀ ♂ ♀ ♂ ♂ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♀ ♂	wohl vollständige Gelege nach FABRE p. 366
135	♀ ♀ ♂ ♀ ♂ ♀ ♂ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♀	wohl vollständige Gelege nach FABRE p. 368
136	♀ ♂ ♀ ♀ ♀ ♂ ♀ ♀ ♂ ♀ ♂	wohl vollständige Gelege nach FABRE ,,
137	?♂ ♂ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ?	p. 368
138	?♂ ♂ ♀ ♂ ♀ ♂ ♂ ♂ ?	wohl unvollständige Gelege nach FABRE (III² 1909 p. 368) ,,
139	?♀ ♂ ♀ ♀ ♂ ♂ ?	wohl unvollständige Gelege nach FABRE (III² 1909 p. 368) ,,
140	?♂ ♂ ♂ ♀ ♂ ?	wohl unvollständige Gelege nach FABRE (III² 1909 p. 368) ,,
141	?♀ ♀ ♀ ♀ ?	wohl unvollständige Gelege nach FABRE (III² 1909 p. 368) ,,
142	?♂ ♂ ♂ ? $\frac{♂}{♀} = \frac{38}{37}$	wohl unvollständige Gelege nach FABRE (III² 1909 p. 368) ,,
143	?♀ ♂ ?	wohl unvollständige Gelege nach FABRE (III² 1909 p. 368) ,,
	analog die übrigen Nester, im ganzen etwa 40 (FABRE 1890 III² p. 366) unter diesem Gesichtspunkt in einem Winter gesammelt und beobachtet.	
	»*Osmia tridentata Dufour*«	
144	♀ ♀ ♂ ♂ ♂	VERHOEFF 1892 b p. 362
145	♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂	,, ,,

Osmia detrita Per. Tab. 7

Bezeichnung	Zellen (n. d. Alter gezählt) 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12	Bemerkungen
146	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂	»?« = vermutl. Lücke FABRE III² p. 369
147	?♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂	,, ,,
148	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ?	,, p. 370
149	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ?	,, ,,
150	?♀ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ $\frac{♂}{♀} = \frac{23}{29}$	,, ,,
151	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ?	,, ,,

Osmia parvula Duf. Tab. 8.

Bezeichnung	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
152	♀	♀	♀	♀	♀	♂	♂	♂	♂										
153	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂

Nr. 152 nach FABRE III² p. 369f Nr. 153 nach HÖPPNER 1904 II p. 133

Osmia rubicola Friese. Tab. 9.

Bezeichnung	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		Bemerkungen
154	♀	—	♂	—	♂	♂	♂	♂	♂	♂		2 cm frei	FRIESE 1891
155	—	—	—	♂	—	♂	♂	♂	♂	♂	♂	2 cm frei	»einzelne Nester liefern oft nur ein Geschlecht«
156	♀	♀	♀	♀	♀	♀						$\frac{♂}{♀} = \frac{14}{7}$	

Tab. 10.

Gelege eines *Osmia tricornis* ♀ verteilt auf 5 Glastuben. FABRE III² p. 394

Bezeichnung	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	Bemerkungen
157	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♂																		1.—10. Mai
158									♀	♀	♀	♂	♂	♂												10.—17. Mai
159															♀	♀	♀	♂	♂							17.—25. Mai
160																				♀						26. Mai Glastube sehr weit
161																					♀	♀	♂	♂	♂	26.—30. Mai
		♂:♀ = 9:16																								

Vollständige Gelege von je 1 *Osmia tricornis* ♀ jeweils verteilt auf mehrere enge Schneckenschalen *(Helix caespitum)*.

Tab. 11.

Bezeichnung	Zellen (n. d. Alter gezählt) 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	Zahl der Schneckenschalen	Legezeit
162	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♀	♂	♂	♂	♂	♂	♀	♂													7	6.—25. Mai
163	♂	♂	♀	♀	♀	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂														6	9.—27. Mai
164	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♀	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	13	2.—29. Mai

Beispiele herausgegriffen aus einer Versuchsreihe mit 78 Schneckenschalen

FABRE III² 1890 p. 413 ff.

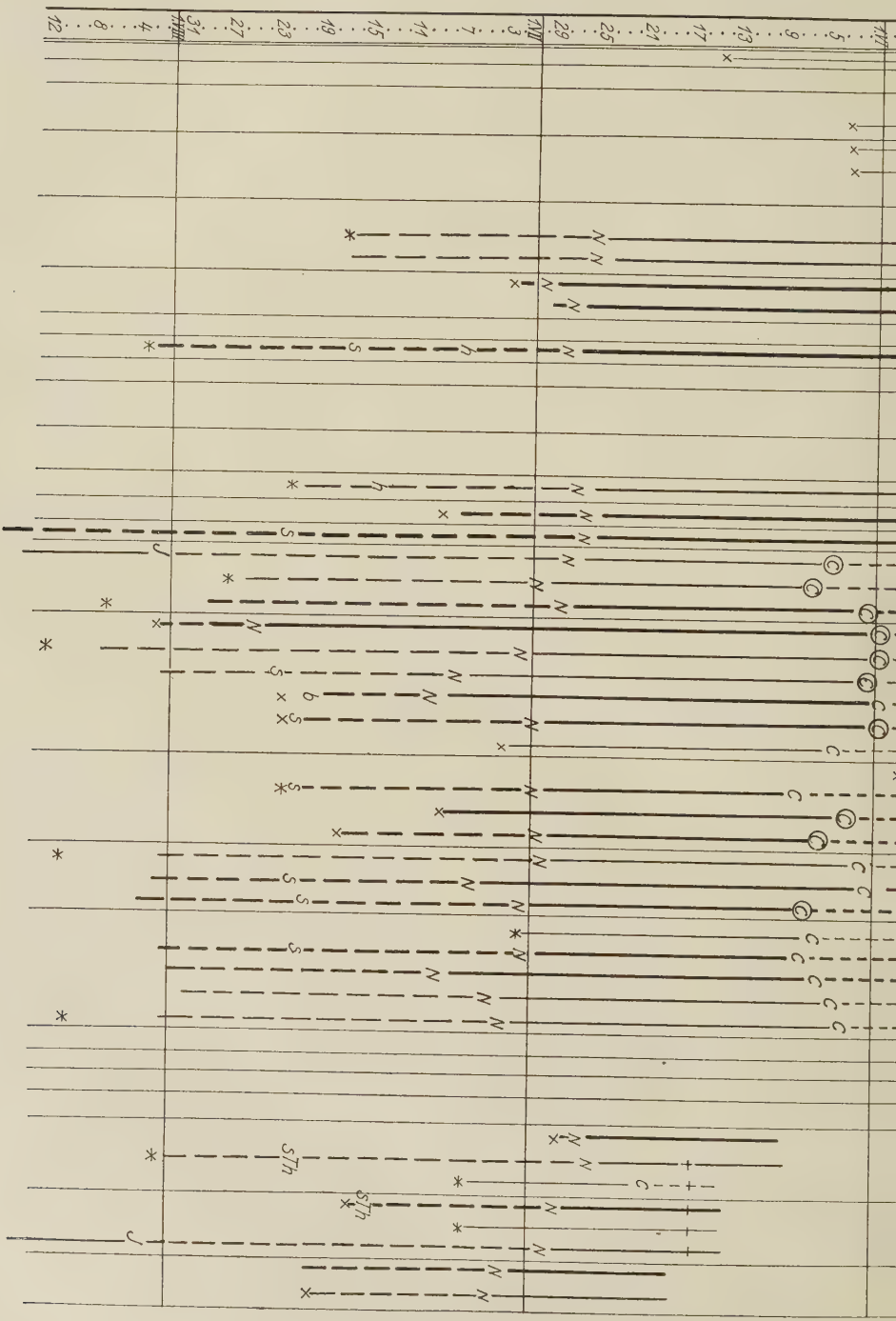
Tab. 1

Bezeichnung der Nester	Species	Zellen (n. d. Alter gezählt) 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12	Bemerkungen
	Prosopis Kriechbaumeri	1. Rubus mit nur ♂	Höppner 1901
		2. „ „ „ ♀	
		3. Zwitterbauten zuerst ♀ dann ♂	C. Verhoeff 189
165	*Prosopis brevicornis* Nyl.	♀ ♂	p. 3
	Osmia rubicola Friese	»einzelne Nester liefern nur ein Geschlecht.«	Friese 1891 (ähnlich Pérez)
166	*Megachile ericetorum* (Lehm.)	♀ ♂ (♂ Zellinhalt etwas kleiner)	Höppner 1899 p. 3
Sphegidae			
167	*Psen atratus* (Rubus)	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀	Fabre III² 1890
168		♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀	p. 371
169		♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂	
170	*Solenius vagus* (Rubus)	♀ ♀ ♀ ♀ ♂	Fabre III² 1890
171		♀ ♀ ♀ ♂ ♂	p. 3
172	*Trypoxylon figulus* L.	♀ ♂ ♂ ♂	C. Verhoeff 189
			p. 3
173	*Crabro capitosus* Shnk. Olb. (Rubus)	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ der leere Gang bis zur Flugöffnung mißt 41 cm!	C. Verhoeff 18
174		♀ ♂ ♂	p. 718 Fig. 17,
		?	
175	*Crabro sambucicola* Vh.	♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂	C. Verhoeff 189
176	den Umständen nach	♂ ♂ ♂ ♂	p. 720
177	das ganze Gelege eines ♀	♀ ♂ ♀ ♂ ♂	„ 1892b p 3
178	wahrscheinl. das Gelege	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ (Bau 19—20 cm)	
179	eines ♀	(Bau 10 cm) ♀ ♂ ♀ ♂ ♂	„ p. 722 f
180		(Bau 7 cm) ♂ ♂ ♂ ♂	
	Rhopalum clavipes L.	rein männl., rein weibl. u. gem. Bauten	„ p. 724 f Fig. 19
	Grabwespen i. a.	rein männl., rein weibl. u. gem. Bauten	„ p. 717 f
181	*Cheverieria unicolor* Pz.	♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂	„ 1892b p. 3
182		♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂	„
183	*Ephialtes divinator* Rossi	♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂	

Bezeichnung der Nester	Species	Zellen (n. d. Alter gezählt!) 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20	Bemerkungen	
184	*Osmia cornuta* Latr. / *Osmia rufa* L.	♂ ♂ / ♂ ♂ ♂ ♂ ♂	Popovici 1909	p. 16
185	*Osmia cornuta* Latr. / *Osmia rufa* L.	— ♀ / ♀ ♂ ♂	„	
186	*Osmia cornuta* Latr. / *Osmia rufa* L.	♀ / ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀	„	
187	*Osmia leucomelaena* K. / *Stelis ornatula* Nyl.	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ / ♀ ♂ — den Entwicklungsdaten nach wohl von einem *Stelis* ♀	Höppner 1904	p. 133
188	*Osmia leucomelaena* K. / *Stelis ornatula* Nyl.	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ / ♀ ♂ wohl von einem *Stelis* ♀	„	p. 134
189	*Osmia leucomelaena* K. / *Stelis ornatula* Nyl.	♂ / ♀ ♀ ♂ ♂	„	„
190	*Osmia leucomelaena* K. / *Stelis ornatula* Nyl. / *Eurytoma rubicola* Gir.	♀ ♀ / ♀ ♀ ♀ ♀ / ♀ Eiablage in den Wirt bei noch offener Wirtszelle (Höppner-Verhoeff) / in *Stelis*-Kokon	„	p. 168
191	*Osmia leucomelaena* K. / *Stelis ornaluta* Nyl. / *Eurytoma rubicola* Gir.	♀ ♀ ♂ ♂ / ♀ ♂ / ♀ in *Osmia*-Kokon	„	„

Bezeichnung der Nester	Species	Zellen (n. d. Alter gezählt!) 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20	Bemerkungen	
192	*Osmia leucomelaena* K. *Trypoxylon figulus* L. *Eurytoma rubicola* Gir.	♀ — — — — ♂ — ♀ — ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ — — ♀ ♂ ♂	HÖPPNER	1904 p. 169
193	*Osmia leucomelaena* K. *Caenocryptus bimaculatus* Gro.	♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ — — — — — ♂ ♂ — — — — — ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂	„	1903 p. 199
194!	*Osmia leucomelaena* K. *Stelis ornatula* Nyl.	— ? ♀ ♀ ♀ ♂ ♀ ♂ ♀ ♀ ♂ ? ♂ ?	„	1904 p. 133
195	*Prosopis rinki* Gorsky *Gasteruption assectator* F.	? ? ? ♀ ♀ ♀ ♀ ♀	„	1904 p. 102
	ferner vier Nester, zwittrig hinsichtl. des *Gasteruption*			
196	*Prosopis annularis* K. *Gasteruption assectator* F.	♂ ♀ ♂ ♀ ♀	„	„
197	*Prosopis kriechbaumeri* Förster *Gasteruption assectator* F.	— ♂ ♂ ♀ ♂	„	„
198	*Prosopis kriechbaumeri* Förster *Gasteruption* F.	— ♀ ♂ ♀ ♂	„	„
199	*Prosopis kriechbaumeri* Förster *Gasteruption* F.	♂ ♂ ♂ ♀ ♂	„	„
200	*Trypoxylon figulus* L. *Eurytoma rubicola* Gir.	— ♀ ♀ ♀ ♂ ♀	„	1904 p. 169

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



Armbruster.

Verlag von Wilhelm Enge

Übersicht über die Entwicklung von Osmia cornuta Latr.

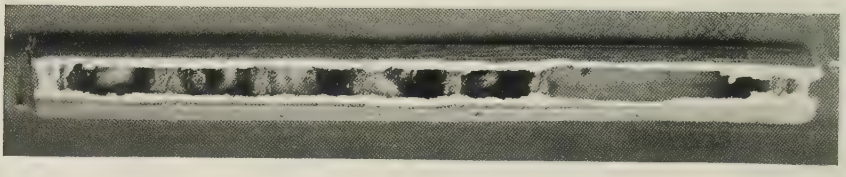


Fig. a

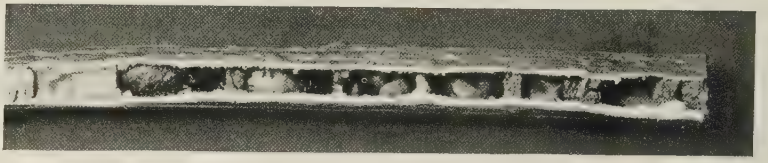


Fig. b

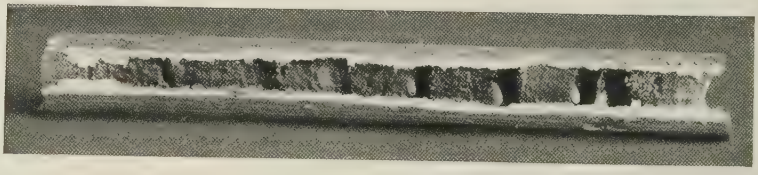


Fig. c

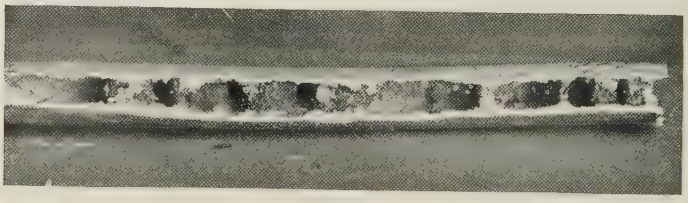


Fig. d

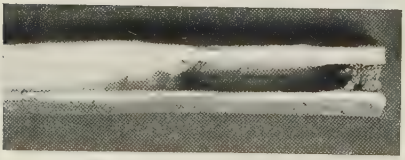


Fig. e

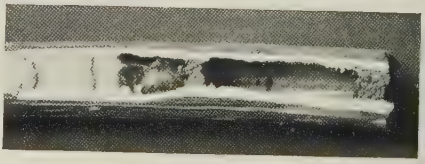


Fig. f

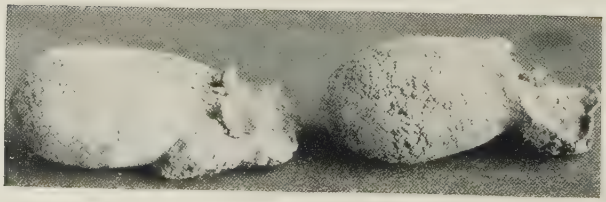


Fig. g

Fig. h

Armbruster phot

Fig. i

Fig. k

Fig. o

Fig. l

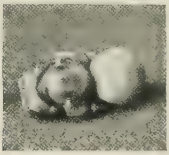


Fig. m

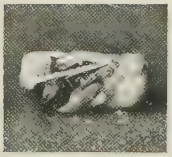


Fig. p

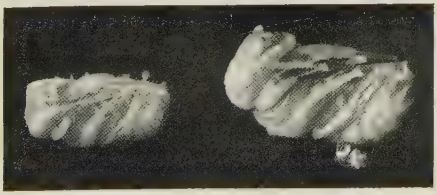


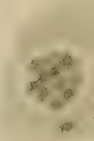
Fig. n

1.

2.

3.

4.



5.

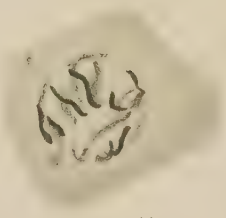
6.

7.

8.

9.

10.



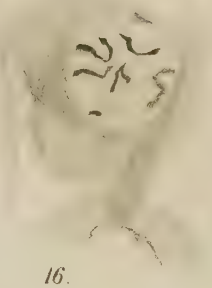
11.

12.

13.

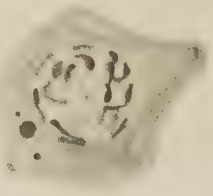
14.

15.

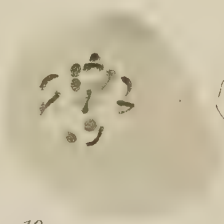


16.

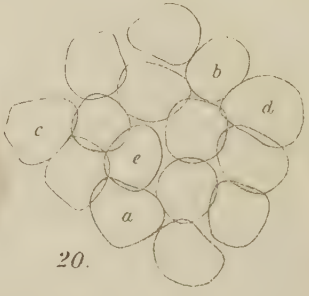
17.



18.

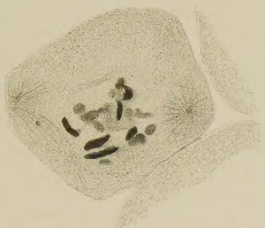


19.



20.

22 (b).



23 (c).

24 (d).

25 (e).

26.

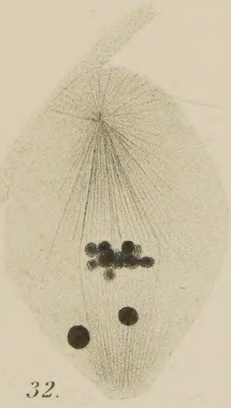
27.

28.

29.

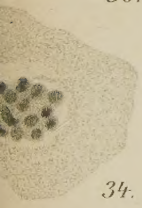
30.

31.

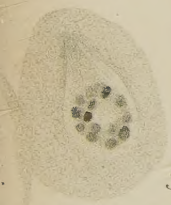


32.

33.

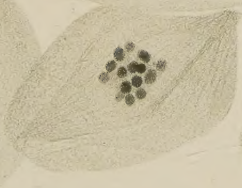


34.

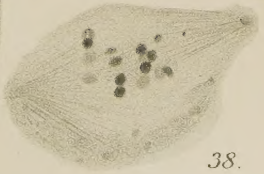


35.

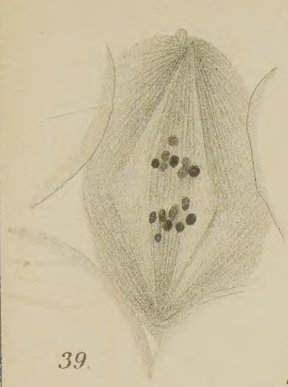
36.



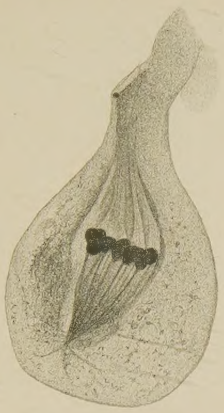
37.



38.



39.

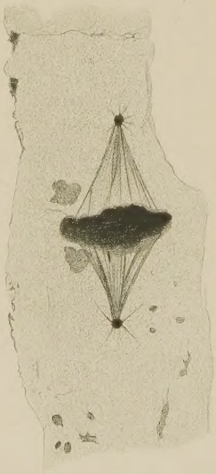


40.

41.

42.

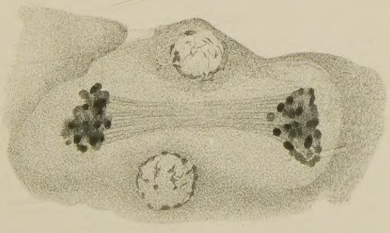
43.



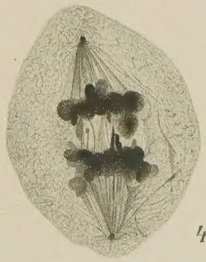
46.

44.

45.



47.



48.

Armbruster gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.